AMAZONIANA XVII (1/2): 249-282 Kiel, Dezember 2002

In Zusammenarbeit zwischen dem Max-Planck-Institut für Limnologie, Arbeitsgruppe Tropenökologie, Plön, Deutschland, und dem Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus/AM, Brasilien. Da cooperação entre Instituto Max-Planck para Limnologia, Grupo de trabalho Ecologia Tropical, Plön, Alemanha, e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus/AM, Brasil.

Zur Biologie und Überlebensstrategie der Sandlaufkäfer offener Habitate zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete (Col.: Carabidae: Cicindelinae) (Brasilien)*

von

M. Zerm

Dr. Matthias Zerm, Arbeitsgruppe Tropenökologie, Max-Planck-Institut für Limnologie, Postfach 165, 24302 Plön, Deutschland; e-mail: mzerm@gmx.de

(Accepted for publication: February, 2002).

Zusammenfassung

Lebenszyklen, Habitate, Aktivitätsmuster und andere Parameter der acht Sandlaufkäferarten offener Habitate zentralamazonischer Weiß- und Schwarzwasser-Überschwemmungsgebiete wurden 1997-1999 im Raum Manaus (Brasilien) untersucht. Die Feldarbeiten konzentrierten sich auf den südlichen Strand der Ilha de Marchantaria (Insel im Amazonas/Rio Solimões) und einen größeren Strandabschnitt am Rio Negro ("Praia Grande"). Phänologie, Habitate und Verhalten von Larven und Käfern wurden monatlich erfasst, ergänzt durch sporadische Beobachtungen an anderen Stellen. Regelmäßig im Freiland gesammelte Käfer wurden ins Labor gebracht und auf Gonadenreife und Flugmuskelausbildung untersucht. Weitere Käfer wurden im Labor für Eiablagen zur Etablierung von Zuchten sowie für Experimente benötigt. Larven wurden ebenfalls für Aufzucht und Experimente ins Labor gebracht. Laborzuchten unter kontrollierten Bedingungen dienten (a) zur Aufklärung der Art-Identität unbekannter Larven und (b) zur Ermittlung der Larvalentwicklungsdauer (inkl. Puppenphase). Die maximal überlebte Überschwemmungsdauer der Larvenpopulationen im Freiland wurde für zwei Arten bestimmt. Verschiedene Laborexperimente sollten Auskunft über Überflutungstoleranz und -resistenz von Larven und Käfern der verschiedenen Arten geben. Der vorliegende Beitrag fasst die bisher publizierten Ergebnisse dieser Untersuchung zusammen. (1) Die bislang unbekannten Larven von fünf Arten/Unterarten konnten durch Aufzucht bis zum Käfer identifiziert werden. Das Ergebnis hiervon ist ein Bestimmungsschlüssel, der auch bereits beschriebene Larven umfasst und somit die Bestimmung aller bisher bekannten Arten zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete erlaubt. (2) Alle untersuchten Arten zeigten flutpulsgesteuerte, univoltine Lebenszyklen: - (a): *Phaeoxantha klugii*, *P. lindemannae*, *P. aequinoctialis ssp.* (und vermutlich auch *P. limata*) zeichneten sich durch lange Larvalphasen aus (ca. 7-12 Monate). Die Lebenserwartung der Käfer war mit 3-4 Monaten relativ kurz, nur bei *P. a. bifasciata* war sie mit >6 Monaten deutlich größer. - (b): Dagegen vollendeten *Tetracha sobrina*

*Modifizierte Version der Synopsis zur kumulativen Dissertation gleichen Titels, die der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrecht-Universität zu Kiel im Jahre 2001 vorgelegt wurde.

ISSN 0065-6755/2002/249/ © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

punctata und *Pentacomia cribrata* (sowie vermutlich auch *T. spinosa* und *Cylindera suturalis*) ihre Larvalentwicklung innerhalb von 3-4 Monaten, ohne Dormanzphase. Für die Käfer muss eine Lebenserwartung von mindestens 9 Monaten angenommen werden, da diese bekannterweise bzw. vermutlich die aquatische Phase überdauern. (3) Die Arten waren bezüglich Weiß- vs. Schwarzwassergebiet weitgehend stenotop, nur eine Art (*T. s. punctata*) kam in beiden Gebieten vor. Die Art *P. limata* wurde sowohl im Schwarzwassergebiet als auch auf dem Festland gefunden. (4) Gestützt auf die regelmäßigen Feldbeobachtungen wurden die Habitate der Arten detailliert dokumentiert. Die Larven der meisten Arten waren auf bestimmte, artspezifische Mikrohabitate beschränkt, die sich in Sedimenteigenschaften, Vegetationsstruktur und relativer Lage entlang des Flutgradienten unterschieden. (5) Die intraspezifische Struktur von Schwarz- und Weißwassergilden war charakterisiert durch teilweise bis fast vollständige Trennung von Larven und Käfern, einerseits durch jahreszeitliche und/oder tageszeitliche Trennung, andererseits durch unterschiedliche Mikrohabitate (räumliche Trennung). Die interspezifische Struktur der Schwarz- und Weißwassergilden war geprägt durch weitgehende Trennung (= Nischentrennung). Bei Käfern war dies durch unterschiedliche Lebenszyklen, Tagesaktivitätsmuster und Mikrohabitate bedingt (jahres- und tageszeitliche sowie räumliche Trennung), bei Larven in erster Linie durch spezifische Mikrohabitate (räumliche Trennung). Gildenintern unterschiedliche Mandibelspreizweiten der Arten wiesen auf unterschiedliche Beutespektrum ihrer Käfer hin (funktionelle Trennung). Mögliche Ursachen und Implikationen dieser Befunde werden diskutiert. (6) Die sich vor allem aus den Lebenszyklen ableitenden Überlebensstrategien wurden folgendermaßen beschrieben: - (a): *Phaeoxantha*-Arten überdauern die aquatische Phase als Larve überflutet im Boden, sie zeigen also eine nicht-migratorische Überlebensstrategie. Diese bedingt u.a. eine lange Larvalphase, große Überflutungs- und vermutlich auch Hypoxie-Resistenz der Larven und schnelle Gonadenreife. - (b): Alle anderen Arten vollenden die Larvalentwicklung während der terrestrischen und überdauern die aquatische Phase als Käfer an 'trockenen' Stellen, zeigen also eine migratorische Überlebensstrategie. Diese bedingt u.a. einen obligatorischen Habitatwechsel der Käfer, eine stark verkürzte Larval- und eine verlängerte Imaginalphase und Gonadendormanz während der aquatischen Phase. Die beiden Strategietypen werden im Vergleich mit anderen Sandlaufkäferarten und Carabidenarten generell diskutiert. (7) Die Larven der larvalüberdauernden Arten *P. klugii* und *P. lindemannae* überlebten im Freiland 3-4 Monate Überschwemmung. Laborversuche zeigten jedoch, dass aktive (d.h. nicht-dormante) Larven dieser Arten nur einige Tage überlebten und nicht überflutungstoleranter waren als die einer imaginalüberdauernden Art. Dormante Larven von *P. klugii* waren etwas resistenter. Hingegen überlebten Larven beider Arten 3 Monate Überschwemmung, wenn sie im Labor in Sediment sukzessive von unten geflutet wurden (simulierte Feldbedingungen), was den Feldbeobachtungen entspricht. Offenbar erlaubt/induziert das sukzessive Fluten den Larven eine physiologische Umstellung, die eine größere Resistenz erst ermöglicht. (8) Die migratorische Überlebensstrategie bedingt einen Habitatwechsel der Käfer, der meist nur mittels Fliegen möglich ist. Alle sezierten Käfer dieser Arten besaßen eine voll ausgebildete Flugmuskulatur. Nicht-migratorische Arten sind demgegenüber für die Hochwasserüberdauerung auf Fliegen nicht angewiesen. Entsprechend besaßen je nach Art nur 0-60 % der sezierten Käfer Flugmuskeln.
Keywords: **Life cycle, dormancy, flight ability, submersion resistance, activity pattern.**

Summary

Life cycles, habitats, activity patterns, and other parameters were investigated during 1997-1999 in eight tiger beetle species inhabiting open habitats in white- and blackwater floodplains in the Manaus region (Brazil). Field work was carried out mainly at the southern beach of Ilha de Marchantaria (an island in the Amazon/Solimões river) and at a large beach along the Rio Negro ("Praia Grande"). Phenology, habitats, and behavior were observed monthly at these sites. In addition, other places were visited sporadically. Adult beetles were regularly collected in the field and brought to the laboratory for examination of gonad maturity and flight muscle development. Further adults were needed to start laboratory cultures and for experiments. Larvae were also brought to the laboratory for rearing and experiments. Larvae were reared under controlled conditions in the laboratory to (a) elucidate the identity of unknown larvae, and (b) determine the duration of larval development (including the pupal phase). The maximum duration of inundation survived by larval field populations was determined in two species. Several laboratory experiments were performed to quantify submersion tolerance or resistance in larvae and adults of different species. This contribution summarizes the results of this study published hitherto. (1) The hitherto unknown larvae of five species/subspecies were identified by rearing larvae until the adult beetle. A key was provided which allows the determination of all species known to occur in Central Amazonian floodplains. (2) All species investigated showed univoltine life cycles driven by the flood pulse: - (a): *Phaeoxantha klugii*, *P. lindemannae*, *P. aequinoctialis ssp.* (and presumably also *P. limata*) had a long larval phase (appr. 7-12 months) and life span in adult beetles was relatively short (3-4 months) with the exception of *P. a. bifasciata* (>6 months). - (b) On the contrary, *Tetracha sobrina punctata*, *Pentacomia cribrata*, and presumably *T. spinosa* and *Cylindera suturalis* completed the larval phase within 3-4 months, without a phase of dormancy. As the adult beetles are known or presumed to survive the aquatic phase at 'dry' places, adult life span is expected to be at least 9 months. (3) Most species were stenotopic with regard to white- vs. blackwater floodplains, only one species (*T. s. punctata*) occurred in both floodplain types. The species *P. limata* was found at the blackwater site as well as at a non-flooded upland site. (4) The habitats of the species were described in detail, based on the regular field observations. Larvae of most species were confined to specific micro-habitats differing in sediment properties, vegetation structure and position along the flood gradient. (5) The intraspecific structure of black- and whitewater guilds ranged from partial overlap to almost complete segregation of larvae and adult beetles. This was due to seasonal and/or diel temporal segregation as well as different micro-habitats (spatial segregation). The interspecific structure of both guilds was characterized by strong segregation (= niche separation). In adult beetles this was related to different life cycles, diel activity patterns, and micro-habitats (seasonal, diel temporal, and spatial segregation). In larvae it was mainly due to different micro-habitats (spatial segregation). In adult beetles, species differed in prey spectrum as inferred from different mandible gapes (functional segregation). Possible causes and implications of these findings are discussed. (6) The following survival strategies were described: - (a): *Phaeoxantha* species survive the aquatic phase as larvae submerged in the soil. Thus, they exhibit a non-migratory survival strategy which implies a long larval phase, great resistance against submersion and, presumably, hypoxic conditions, and rapid gonad maturation. - (b): All other species complete their larval development within the terrestrial phase and survive the aquatic phase as adult beetles at 'dry' places. Thus, they show a migratory survival strategy which implies an obligatory habitat shift in adults, a shortened larval and a prolonged adult phase, and gonad dormancy during the aquatic phase. Both types of survival strategy are discussed and compared with other tiger beetles and carabid species in general. (7) Larvae of *P. klugii* und *P. lindemannae* which pass the aquatic phase in the soil survived 3-4 months of inundation in the field. However, laboratory experiments showed that active (i.e. non-dormant) larvae only survived a few days submerged in water. A similar low tolerance was also found in a species with adult beetles surviving the aquatic phase. Dormant larvae of *P. klugii* were somewhat more resistant. Larvae of the former two species that were gradually flooded from underneath within sediment in the laboratory (simulating field conditions) survived 3 months of inundation which is in agreement with the field observations. The gradualness of the flooding process apparently allows for or induces a physiological alteration which ensures the great submersion resistance. (8) The migratory survival strategy implies a habitat shift in adult beetles which is mostly possible by flight only. Accordingly, all dissected specimens of these species showed fully developed flight muscles. Species exhibiting non-migratory survival strategies do not need flight for surviving the aquatic phase. Correspondingly, only 0-60 % of the dissected specimens had flight muscles, varying from species to species.

Resumo

Durante o período de 1997–1999 foram estudados os ciclos de vida, habitats, padrões de atividade e outros parâmetros das oito espécies de besouros cicencilídeos de habitats abertos em áreas inundáveis de água branca e preta na região de Manaus, Amazônia Central, Brasil. O trabalho de campo foi efetuado na praia ao sul da Ilha de Marchantaria (ilha situada no Rio Amazônia/Solimões) e em um trecho de uma praia do Rio Negro ("Praia Grande"). Dados de fenologia, habitats e comportamento foram coletados mensalmente e complementados esporádicamente com observações feitas em outras áreas. Em besouros coletados regularmente no campo e levados ao laboratório foram estudados a maturidade dos gônados e o

desenvolvimento de músculos para voar. Mais besouros foram coletados para o estabelecimento de criações a partir de ovos e experimentos no laboratório. Larvas coletadas no campo foram usadas para a criação e para experimentos. Os objetivos das criações feitas no laboratório em condições controladas foram os seguintes: (a) identificação da espécie de larvas desconhecidas (b) verificar a duração do desenvolvimento das larvas (inclusive das pupas). Para duas espécies foi determinado o período máximo de sobrevivênica à inundação das populações de larvas no campo. Diversos experimentos no laboratório foram feitos para obter informações sobre a tolerância e a resitência das larvas e dos besouros das diferentes espécies. O trabalho aqui apresentado resume os resultados deste estudo publicados até agora. (1) Com criações que vão até o estágio de besouro foram identificadas larvas de 5 espécies/sub-espécies até então desconhecidas, resultando na elaboração de uma chave de determinação incluindo também larvas já descritas anteriormente e possibiltando assim a identificação de todas as espécies conhecidas da Amazônia Central. (2) Todas as espécies demonstraram ciclos de vida univoltinos determinados pelo pulso de inundação: - (a): *Phaeoxantha klugii*, *P. lindemannae*, *P. aequinoctialis ssp.* (talvez também *P. limata*) apresentaram fases larvais compridas (aproximadamente 7-12 meses). A espectativa de vida dos besouros foi relativamente curta, entre 3 e 4 meses, apenas *P. a. bifasciata* apresentou uma espectativa de vida mais alta (> 6 meses). - (b): Em compensação *Tetracha sobrina punctata* e *Pentacomia cribrata* (como provavelmente também *T. spinosa* e *Cylindera suturalis*) apresentaram uma fase larval de 3-4 meses, sem dormência. Os besouros tem uma espectativa de vida de no mínimo 9 meses, pois sobrevivem ou provavelmente sobrevivem a fase aquática. (3) As espécies mostraram ser estenotópicas quanto aos tipos de áreas inundáveis (várzea e igapó), com exceção de uma (*T. s. punctata*) que foi encontrada nas duas áreas. A espécie *P. limata* foi encontrada tanto no igapó quanto na terra firme. (4) Com base em observações de campo feitas regularmente foram descritos detalhadamente os habitats das espécies. As larvas da maioria das espécies estavam limitadas a microhabitats específicos, que se diferenciaram na qualidade do sedimento, composição da vegetação e posicionamento relativo no gradiente de inundação. (5) A estrutura intraespecífica de associações da várzea e do igapó foi caracterizada por uma separação parcial ou quase completa de larvas e besouros, por um lado por uma separação sazonal e/ou uma separação dia-noite, por outro lado por microhabitats distintos (separação espacial). A estrutura interespecífica por sua vez foi caracterizada por uma separação dos nichos. Nos besouros isto se mostrou em ciclos de vida distintos, padrões de atividade e microhabitats diferentes (separação temporal e espacial), nas larvas principalmente em microhabitats distintos (separação espacial). Dentro das associações foram encontrados aberturas diferentes de mandíbulas, o que indica diferentes espectros de presa (separação funcional). Possíveis causas e implicações disto são discutidas. (6) As estratégias de sobrevivência deduzidas principalmente dos ciclos de vida são: - (a): espécies de *Phaeoxantha* sobrevivem a fase aquática com larvas inundadas dentro do solo, tendo assim uma estratégia de sobrevivência não-migratória. Isto impõe uma fase larval prolongada, alta resistênica à inundação e provavelmente também à hypoxia e uma rápida maturação dos gônados. - (b): Todas as outras espécies terminam o desenvolvimento larval durante a fase terrestre e sobrevivem a fase aquática como besouros, em áreas 'secas', demonstrando assim uma estratégia de sobrevivência migratória. Isto impõe, entre outros, uma mudança obrigatória de habitat, uma fase larval encurtada, uma fase imaginal prolongada e uma dormência dos gônados durante a fase aquática. Ambas estratégias são discutidas em comparação com outros besouros cicencilídeos e carabídeos em geral. (7) As larvas das espécies não-migratórias *P. klugii* e *P. lindemannae* sobreviveram a 3-4 meses de inundação no campo. Experimentos de laboratório porém demonstraram que larvas ativas (= não dormentes) destas espécies só sobreviveram alguns dias de inundação e não se mostraram mais resitentes do que larvas de uma espécies migratória. Larvas dormentes de *P. klugii* foram um pouco mais resistentes. Em compensação larvas das duas espécies submetidas a uma inundação succesiva começando por baixo dentro do sendimento (simulação das condições do campo) sobreviveram à inundação por 3 meses, o que corresponde a observações feitas no campo. A inundação succesiva das larvas aparentemente permite ou induz uma alteração fisiológica que aumenta a resitência. (8) A estratégia de sobrevivência migratória impõe uma mudança de habitat dos besouros, que normalmente só é possível voândo. Todos os besouros dissecados destas espécies apresentaram músculos para voar completamente desenvolvidos. Espécies não-migratórias não precisam voar para sobreviver a fase aquática e, dependendo da espécie, apenas 0-60% dos besouros

dissecados apresentaram músculos para voar.

Einführung

Das Untersuchungsgebiet

Das Amazonasbecken erstreckt sich nördlich und südlich des Äquators über eine Fläche von ca. 7 Millionen km^2 (SIOLI 1984), was etwa 2/3 der Größe Europas entspricht. Es wird nördlich begrenzt durch das guyanische Schild, südlich durch das brasilianische Schild und im Westen durch die Anden. Der Amazonas (in Brasilien bis zur Mündung des Rio Negro "Rio Solimões" genannt) durchfließt das Gebiet in westöstlicher Richtung.

In den Anden entspringende Flüsse führen sediment- und nährstoffreiches, so genanntes Weißwasser, während die meisten anderen Flüsse sediment- und nährstoffarmes, meist saures, so genanntes Schwarz- oder Klarwasser führen (SIOLI 1984; FURCH & JUNK 1997). Die Überschwemmungsgebiete entlang der Flüsse, die sich über eine Fläche von ca. 300 000 km^2 erstrecken (JUNK 1997a), entsprechend etwa der Größe Italiens, unterscheiden sich in ihren Sediment- und Bodeneigenschaften entsprechend den Eigenschaften ihrer Flüsse. Böden im Schwarzwasserbereich sind sauer und nährstoffarm, im Gegensatz zum Weißwasserbereich, wo sie in der Regel gut gepuffert und relativ nährstoffreich sind (FURCH 1984; 1997). Die Sedimente im Schwarzwasserbereich sind entweder mittlere und feine Quarzsande oder feines Tonmaterial (Kaolinit und Illit). Sie erscheinen dem Beobachter entweder als relativ grobkörniger, weißer Sand (weiße Strände) oder als lockeres bis kompakt toniges Material, wobei beide Typen meist relativ homogen verteilt sind. Im Weißwasserbereich bestehen die Sedimente aus Quarz in Form feiner Sand- sowie grober und mittlerer Siltfraktionen und aus großen Mengen an feinerem Silt- und Tonmaterial (v.a. Smektit und Illit) (IRION et al. 1997). Sie erscheinen dem Beobachter entweder als sehr feiner, grau-braun bis schwärzlicher Sand oder als kompakt toniger Lehm, wobei beide Typen häufig kleinsträumig heterogen durchmischt auftreten, aber stellenweise auch größere Flächen relativ einheitlich bedecken können.

Da sich die Flora und Fauna der Weiß- und Schwarzwassergebiete in Arteninventar und Struktur erheblich unterscheiden, wird allgemein zwischen einerseits Schwarz- und Klarwasser- und anderseits Weißwasser-Überschwemmungsgebieten unterschieden (*igapó* bzw. *várzea*) (PRANCE 1979, 2001; ADIS 1992b; JUNK & PIEDADE 1997; WORBES 1997). So genannte Mischwassergebiete enthalten sowohl Weiß- als auch Schwarzwasserarten (AMARAL et al. 1997). Besonders unter den terrestrischen Wirbellosen finden sich viele Arten, die nur in Überschwemmungsgebieten und dort häufig jeweils nur in einem der beiden Typen oder in Schwarzwasser- und Festlandgebieten vorkommen (ADIS 1997; FRANKLIN et al. 1997; GAUER 1997b; HÖFER 1997; ADIS et al. 1998; ADIS & MAHNERT 1990; HOFFMAN et al. 2002 u.v.a.).

Die Geomorphologie im mittleren und unteren Amazonasbecken ist wesentlich durch pleistozäne Meeresspiegelschwankungen geprägt worden, da über 1 Million km^2 <100m über dem heutigen Meeresspiegel liegen. Der Amazonas selber bewegt sich gegenwärtig im Mittel- und Unterlauf praktisch nur in eigenem Sediment, das er während den Zwischeneiszeit-Phasen (mit hohen Meeresspiegelständen) in der während den Eiszeitphasen (mit tieferen Meeresspiegelständen) eingeschnittenen Talsohle ablagerte (SIOLI 1984; IRION et al. 1997). Heute ist sein in diesen Bereichen kilometerbreites Überschwemmungsgebiet daher typischerweise ein Mosaik aus Haupt- und Nebenarmen des

Flusses sowie einer Vielzahl von Inseln, Seen, Kanälen u.a.. Terrestrischer Lebensraum in den Weißwasser-Überschwemmungsgebieten hat daher vorwiegend Inselcharakter, d.h. eine Verbindung mit nicht überschwemmten Bereichen fehlt weitgehend womit ein horizontales Ausweichen flugunfähiger Bodeninvertebraten vor dem Wasser meist nicht möglich ist (ADIS 1992b). Demgegenüber haben viele Klar- und Schwarzwasserflüsse aufgrund ihrer geringen Sedimentfracht die Talsohlen aus Eiszeitphasen (mit tiefen Meeresspiegelständen) zumindest in den Unterläufen (noch) nicht wieder aufgefüllt, so dass ihre Flussbette oft deutlich größer sind als ihrer heutigen Wasserfracht entspricht (IRION et al. 1997). Das hat zur Folge, dass Schwarzwasser-Überschwemmungsgebiete typischerweise durch einen Höhengradienten mit nicht überschwemmten Bereichen in Verbindung stehen. Für flugunfähige Bodeninvertebraten bedeutet dies, dass ein horizontales Ausweichen vor dem Hochwasser potentiell möglich ist (ADIS 1984, 1992b).

Die vorliegende Untersuchung wurde in der Umgebung von Manaus durchgeführt. Hier mündet der Rio Negro in den Amazonas, so dass sich sowohl Schwarz- als auch Weißwasser-Überschwemmungsgebiete vergleichend untersuchen lassen. Manaus liegt ca. 320 km südlich des Äquators und mit ca. 1800 km landeinwärts der Amazonasmündung in westöstlicher Richtung etwa in der Mitte des Amazonasbeckens.

Klima und Wasserregime

Das Klima in Zentralamazonien ist heiß und feucht, bei einer mittleren Jahrestemperatur von 26,6 °C. Die wärmsten Monate sind August-November (27,2-27,6 °C), die kältesten Januar bis April (25,9-26,1 °C). Wie für die feuchten Tropen typisch, übertreffen die tageszeitlichen Temperaturschwankungen die jahreszeitlichen um bis zu >10 °C (IRION et al. 1997). Die jährliche Niederschlagsmenge betrug von 1966 bis 1993 im Mittel 2400 mm (min. 1840 mm, max. 3121 mm, Regenwaldschutzgebiet 'Reserva A. Ducke' bei Manaus; JUNK & KRAMBECK 2000), wobei eine niederschlagsreichere (Dezember-Mai, >200 mm/Monat, 'Regenzeit') und eine niederschlagsärmere Phase (Juni-November, <200 mm/Monat, 'Trockenzeit') unterschieden wird (Abb. 1) (RIBEIRO & ADIS 1984). Die Niederschläge fallen meist lokal und können daher stark schwanken. Die relative Luftfeuchte ist ganzjährig hoch und schwankt zwischen 75,6 % im September und 86,7 % im April. In den Monaten Juli und August kann die potentielle Evaporation die Niederschlagsmenge übersteigen (RIBEIRO & ADIS 1984; IRION et al. 1997). Klimatische Unterschiede wurden im Vergleich von Festland zu Überschwemmungsgebieten beobachtet: Niederschläge sind in letzteren deutlich niedriger (RIBEIRO & ADIS 1984; PETERMANN 1998; JUNK & KRAMBECK 2000) und sowohl Maxima als auch tägliche Amplitude von Temperatur und relativer Luftfeuchte können im Bereich größerer unbewaldeter, z.T. vegetationsloser Offenflächen deutlich größer sein (ZERM & ADIS unveröff.).

Die Wasserstandsschwankungen des Amazonas werden durch den Wechsel von Regen- und Trockenzeiten im Einzugsgebiet sowie durch die Schneeschmelze in den Anden verursacht und zeigen ein monomodales Muster, mit Maxima meist Ende Juni und Minima Ende Oktober bis Anfang November (Abb. 1). Die jährliche Wasserstandsschwankung beträgt im Mittel 9,95 m (IRION et al. 1997; JUNK & KRAMBECK 2000). Jährliche Wasserstandsschwankungen werden für das Amazonasbecken seit mehreren Millionen von Jahren vermutet. Für den Lebensraum Überschwemmungsgebiet in Zentralamazonien bedeutet dies, dass die Überflutungen relativ vorhersagbar sind und schon seit langer Zeit in ähnlicher Form stattfinden (ADIS 1984, 2001; ADIS & JUNK

2002).

Aufgrund regional unterschiedlicher Regen- und Trockenzeiten im Einzugsgebiet sind Regenzeit und Hochwasser im Raum Manaus um ca. 4-6 Wochen phasenverschoben, wobei die Niederschlags- den Wasserstandsparametern vorangehen (lokale Niederschläge haben praktisch keinen Einfluss auf den lokalen Wasserstand) (IRION et al. 1997) (in Abb. 1 beträgt die Verschiebung 2-3 Monate). Daher können im Überschwemmungsgebiet vier "Jahreszeiten" unterschieden werden: Trockenzeit bei trockengefallenen Flächen (Aug./Sept.-Nov.), Regenzeit bei trockengefallenen Flächen (Dez.-März/April), Regenzeit bei überfluteten Flächen (März/April-Mai), und Trockenzeit bei überfluteten Flächen (Juni-Aug./Sept.) (vgl. Abb. 1; ADIS 1992b).

Die Wassertemperatur des Amazonas beträgt bei Manaus ganzjährig ca. 29 °C (GESSNER 1961; SIOLI 1984; JUNK & KRAMBECK 2000), die des Rio Negro liegt etwas höher (vgl. ADIS & MESSNER 1991). Der Sauerstoffgehalt von Oberflächenwasser des Amazonas beträgt 4-5,5 mg/l, entsprechend einer Sättigung von 53-73 % (FURCH & JUNK 1997). Im Rio Negro wurden Sauerstoffkonzentrationen von 3-6 mg gemessen (GESSNER 1961).

Lebensraum Überschwemmungsgebiet

Der Lebensraum ist geprägt durch einen periodischen Wechsel zwischen aquatischem und terrestrischem Zustand (= 'aquatic/terrestrial transition zone-ATTZ'; JUNK 1997a). Sämtliche Organismen, ob terrestrische oder aquatische, unterliegen daher dem Einfluss des Hochwassergeschehens. Der Flutpuls, gekennzeichnet durch Fluthäufigkeit, Überflutungshöhe und -dauer, ist die primäre Steuergröße im Ökosystem (JUNK et al. 1989). Landschaftsprägend ist die Zonierung der Vegetation entlang des Höhengradienten, die v.a. die Überflutungsresistenz der beteiligten Arten widerspiegelt (JUNK 1989; JUNK & PIEDADE 1997; WORBES 1997).

An terrestrischen Lebensräumen finden sich neben den Überschwemmungswäldern insbesondere im Weißwasserbereich eine Vielzahl von nicht bewaldeten Habitaten, im Folgenden Offenhabitate genannt. Das Fehlen von Wald kann einerseits durch eine tiefe Lage entlang des Flutgradienten (jährliche Überschwemmungsdauer >230 Tage) oder durch starke Erosions- oder Sedimentationstätigkeit bedingt sein, andererseits auch durch ein frühes Stadium der Vegetationssukzession (JUNK & PIEDADE 1997; WORBES 1997). Ein weiterer Faktor, der Flächen offen hält, ist kleinbäuerliche Landwirtschaft und Siedlungstätigkeit, wovon insbesondere die höher gelegenen Stellen im Weißwasserbereich betroffen sind.

Offenflächen mit nur spärlicher oder ohne Vegetation (bezogen auf die Bodenoberfläche) finden sich im untersten Bereich des Flutgradienten (JUNK & PIEDADE 1997), in Bereichen starker Sedimentation oder Erosion (meist im unteren und mittleren Lagen entlang des Flutgradienten), auf Feldern und Beeten der Kleinbauern sowie im Bereich ihrer Hütten. Bis auf die tiefstgelegensten Flächen wuchern die meisten dieser Flächen im Weißwasserbereich im Verlauf der terrestrischen Phase zu, v.a. durch perrenierende Gräser (insbesondere durch die semi-aquatischen Gräser *Echinochloa polystachya* und *Paspalum fasciculatum*), besonders stark an höher gelegenen Stellen. Auf den Pflanzungen (v.a. Maniok und Mais) und um die Hütten der Kleinbauern finden sich Flächen mit freiem Boden während des größten Teils der terrestrischen Phase. Im Schwarzwasserbereich sind die gesamten sandigen Strandbereiche (untere bis höhere Lagen entlang des Flutgradienten) meist ohne bodendeckende Vegetation (Details siehe ZERM & ADIS

2001c).

Anpassungen und Überlebensstrategien

Terrestrische Organismen zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete müssen damit zurecht kommen, dass ihr Lebensraum jährlich meterhoch für mehrere Monate überflutet wird. Forschungen über terrestrischen Invertebraten seit mehr als 25 Jahren zeigten, dass sie dies in vielfältigster Weise tun (Übersichten in ADIS 1992b, 1997, 2000; ADIS & MESSNER 1997). Die hohe Zahl angepasster, häufig für den Lebensraum Überschwemmungsgebiet endemischer Arten sowie die große Vielfalt an spezifischen Anpassungen wird auf die Regelmäßigkeit (und damit Vorhersehbarkeit) des Wasserregimes und auf die relative Stabilität des Ökosystems während mehrerer Millionen von Jahren zurückgeführt (JUNK 1997b, 2000; ADIS 2001; ADIS & JUNK 2002).

Merkmale die ein Überleben im jeweiligen Lebensraum ermöglichen, d.h., Merkmale, die die aktuelle Fitness erhöhen, werden als 'Anpassungen' oder 'Adaptationen' bezeichnet (FISHER 1985; SCHAEFER 1992; ROSE 2001 und 'nicht-historische' Definitionen in REEVE & SHERMAN 1993). Sie können unter gleichen oder ähnlichen Umweltbedingungen für den aktuellen Zweck von weniger gut adaptierten Vorgängern (ROSE 2001; 'historische' Definitionen in REEVE & SHERMAN 1993), oder auch unter anderen Umweltbedingungen und/oder für andere Zwecke selektiert worden sein. Im letzteren Fall wird auch von 'Präadaptation' (SCHAEFER 1992) oder 'Prädisposition' (WEIGMANN & WOHLGEMUTH-VON REICHE 1999) gesprochen. Merkmale, die offensichtlich mit den spezifischen Bedingungen im Überschwemmungsgebiet zusammenhängen (wie z.B. flutpulsgesteuerte Lebenszyklen, Überflutungsresistenz bodenlebender Organismen oder auch bestimmte Merkmalsausprägungen im Vergleich zu verwandten Festlandarten) werden in Übereinstimmung mit ADIS (1992b) und ADIS & MESSNER (1997) im Nachfolgenden als Adaptationen oder Anpassungen bezeichnet. Quantitative Untersuchungen, die den adaptiven Charakter der jeweiligen Merkmale (d.h. Erhöhung der Fitness) tatsächlich belegen könnten (s. REEVE & SHERMAN 1993; ROSE 2001), fehlen bislang und bleiben zukünftigen Studien vorbehalten. Für terrestrische Invertebraten zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete sind Adaptationen auf mehreren Ebenen beschrieben worden: phänologische (inkl. Lebenszyklusanpassungen), morphologisch/anatomische, physiologische, ethologische u.a. (Übersichten in ADIS 1992b; ADIS & MESSNER 1997).

Die meisten Adaptationen dürften in der einen oder anderen Art und Weise funktionell miteinander in Zusammenhang stehen, sich gegenseitig bedingen, ergänzen oder verstärken. Die Summe der Adaptationen einer Art an die Bedingungen des Überschwemmungsgebietes soll hier in Anlehnung an SOUTHWOOD (1988), ADIS (1992b, 1997) und SCHAEFER (1992) als 'Überlebensstrategie' definiert werden. Beim Vergleich der Überlebensstrategien verschiedener Arten fällt auf, dass einige häufige 'Syndrome', d.h. bestimmte Merkmalsgruppierungen, beobachtet werden, die als 'Typen' von Überlebensstrategien bezeichnet werden können. Dies ist insbesondere in Lebensräumen mit Extrembedingungen wie z.B. jährlich monatelange Überflutungen zu erwarten, da extreme Bedingungen die Anzahl möglicher Überlebensstrategien einschränken.

Zentralamazonische bodenlebende Invertebraten-Arten zeigen mehrere Überlebensstrategie-Typen. Primär wird nach der Mobilität der Arten in Bezug auf das Hochwassergeschehen unterschieden, nachgeordnet nach dem Überdauerungsort. Im Falle der

Vorort-Überdauerung wird weiter unterschieden nach dem überdauernden Entwicklungsstadium sowie der Art des Überdauerungsortes. Im Falle eines Habitatwechsels wird nach der Art und Richtung der Migration differenziert (Abb. 2). Beispiele für die jeweiligen Überlebensstrategietypen wurden meist aus den verschiedensten taxonomischen Gruppen beschrieben (Übersichten in ADIS 1992b, 1997, 2000). Allen Strategietypen ist gemeinsam, dass der Lebenszyklus auf die eine oder andere Weise zeitlich in das vom Flutpuls vorgegebene Muster eingepasst sein muss. Dieses Muster ist ein jährliches, so dass fast alle bisher untersuchten Arten univoltine Lebenszyklen aufwiesen (Ausnahme s.u.).

Für die vorliegende Arbeit von besonderem Interesse sind Käfer und hier insbesondere Lauf- und Sandlaufkäfer (Carabidae inkl. Cicindelinae). Bisherige Befunde für diese Gruppe zeigten ausschließlich migratorische Überlebensstrategien für die bodenlebenden Vertreter (d.h. solche, die den Boden als ausschließlichen oder hauptsächlichen Reproduktionsort nutzen) sowie nicht-migratorische Überlebensstrategien für Bewohner des Stamm- und Kronenbereiches, die dort ganzjährig verbleiben. Unter Ersteren finden sich Arten, die temporär zu Festlandgebieten fliegen, aber v.a. solche, die vertikal in den Stamm- und Kronenbereich ausweichen (s. Übersicht in ADIS 1997; vgl. Abb. 2). Eine Besonderheit stellt *Colliuris batesi* dar, eine der wenigen bekannten Carabidenarten, die dem Hochwasser horizontal ausweichen (vgl. IRMLER 1979) und die einen bivoltinen Lebenszyklus aufweist (ADIS et al. 1997).

Untersuchungsobjekte: Sandlaufkäfer (Cicindelinae)

Unbesehen ihres umstrittenen taxonomischen Status stellen Sandlaufkäfer ein relativ gut begründetes Monophylum innerhalb der Carabidae dar (HORN 1926; REICHARDT 1977; BALL 1979; ARNDT 1993; VOGLER & PEARSON 1996; MADDISON et al. 1999, PEARSON & VOGLER 2001). Bis auf Tasmanien, die Antarktis und abgelegene ozeanische Inseln sind sie mit gut 2300 bekannten Arten weltweit verbreitet, wobei die südwestlichen USA, das südöstliche Asien, das nordöstliche Indien sowie das südwestliche Amazonien besonders hohe Artenzahlen aufweisen (PEARSON 1988; WIESNER 1992; PEARSON & CASSOLA 1992; CASSOLA & PEARSON 2000). Sandlaufkäfer sind seit langer Zeit beliebte Objekte von Forschern und Sammlern und daher eine vergleichsweise gut untersuchte Insektengruppe, die vielfach als Modellorganismen für ökologische, ethologische, physiologische, naturschutzfachliche und andere Fragestellungen Verwendung finden. Die meisten Arbeiten zu neotropischen Arten behandeln Verbreitung und Habitate der Imagines oder die Taxonomie neotropischer Taxa. Die meisten der detaillierteren Beiträge zur Biologie beschäftigen sich mit Arten der gemäßigten und subtropischen Breiten, insbesondere den USA, aber auch Japan, Europa und Australien (s. Übersichten in PEARSON 1988, 1999; KNISLEY & SCHULTZ 1998; CASSSOLA & PEARSON 2001; PEARSON & VOGLER 2001). Für die Länder Bolivien, Ekuador und Venezuela liegen detaillierte Arbeiten zur Verbreitung und zu Adult-Habitaten der Sandlaufkäferarten vor (PEARSON 1984; RODRÍGUEZ et al. 1994; PEARSON & HUBER 1995; PEARSON et al. 1999a, b).

Charakteristische Merkmale der Imagines sind lange, sichelförmige Mandibeln, relativ dünne und lange Beine und ein im Vergleich zum Kopf schmaler Thorax. Die Imagines der bekanntesten Arten (*Cicindela s.l.* u.a.) sind sehr mobile, tagaktive, flugfähige Räuber, typischerweise (aber nicht durchgehend) Bewohner offener Flächen. Davon abweichend sind die Käfer einiger Gattungen nachtaktiv, z.B. *Megacephala s.l.*

(*Tetracha*, *Phaeoxantha* u.a.), *Amblycheila* und *Omus*. Wieder andere Gattungen leben im Stamm- und Kronenbereich von Bäumen, z.B. *Pogonostoma*, *Tricondyla*, *Collyris*, *Ctenostoma*, *Dromica* und *Iresia*. Die meisten nachtaktiven, einige der arboricolen Gruppen sowie einige *Cicindela*-(*s.l.*)-Arten gelten als mehr oder weniger flugunfähig (PEARSON 1988, 1999; PEARSON & VOGLER 2001).

Die Larven leben in Röhren, die sie selbst im Substrat, bei den allermeisten Arten im Boden, anlegen. Der Ort, an dem die Larven leben, wird in der Regel durch den Eiablageort bestimmt, da sie wenig mobil sind. Am Eingang ihrer Röhren lauern sie auf Beutetiere (meist Arthropoden), die sie mit ihren Mandibeln ergreifen (PEARSON 1988; PEARSON & VOGLER 2001). Sandlaufkäferlarven sind generell weniger gut untersucht als Imagines, was nicht zuletzt auch daran liegen dürfte, dass die Larven der meisten Arten bislang nicht bekannt sind (PUTCHKOV 1994; PUTCHKOV & ARNDT 1994; ARNDT & PUTCHKOV 1997; PUTCHKOV & ARNDT 1997).

Mit bisher 24 nachgewiesenen Sandlaufkäferarten besitzt Zentralamazonien ein außergewöhnlich reiches Arteninventar. Nach dem Stand des Wissen vor dieser Arbeit waren 20 Arten stenotop hinsichtlich der Faktorenkomplexe Freiflächen vs. Wald und Festland vs. Überschwemmungsgebiet, nur eine Art kam sowohl in Festland- als auch in Überschwemmungswäldern vor. Drei Arten waren aus Überschwemmungswäldern der Weiß- und Mischwassergebiete bekannt, sechs als Bewohner von Offenflächen im Weißwasserbereich (ADIS et al. 1998). Drei weitere Arten/Unterarten sind in der Literatur für die Ufer des Rio Negro (Schwarzwasser) belegt (MANDL 1964; WIESNER 1992). Gegenstand der vorliegenden Untersuchung waren neun Arten/Unterarten die in Tab. 1 mit ihrem vollständigen Namen aufgelistet sind (Nomenklatur nach WIESNER (1992 und pers. Mitt.)).

Untersuchungsstandorte

Feldarbeiten wurden mindestens monatlich für 2-4 Tage an zwei Untersuchungsstandorten im Weiß- und Schwarzwassergebiet durchgeführt (Übersichtskarte in ZERM & ADIS 2001b). Im Ersteren handelte es sich um einen Bereich des südlichen Strandes der ersten Insel im Amazonas flussaufwärts von der Mündung des Rio Negro (Ilha de Marchantaria), im Letzteren wurde ein größerer Strandabschnitt am rechten Flussufer des Rio Negro untersucht, der lokal "Praia Grande" genannt wird. Ergänzend wurden andere Flussuferbereiche besucht (s. ZERM & ADIS 2001b, c). Laborarbeiten (Zuchten, Experimente etc.) wurden im entomologischen Labor der AG Tropenökologie am Nationalen Institut für Amazonasforschung (INPA) in Manaus durchgeführt.

Fragestellungen und ihre Hintergründe

Identität der Larven

Zu Beginn dieser Arbeit waren die Larven von fünf der neun in Offenhabitaten zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete vorkommenden Arten/Unterarten nicht bekannt, ein grundsätzliches Hindernis für die Erforschung von Habitaten, Lebenszyklen und Gildenstruktur.

Ziel der vorliegenden Arbeit war, noch unbekannte Larven zu identifizieren und für die Wissenschaft zugänglich zu machen. Dies sollte durch Nachzucht entweder aus im Labor abgelegten Eiern oder durch Aufzucht von bisher unbekannten, im Feld gesammelten Larven erreicht werden. Letztere mussten jeweils bis zum Käfer aufgezogen werden, um die Art zweifelsfrei zu bestimmen.

Lebenszyklen

Sandlaufkäferlarven durchlaufen drei Stadien (im Nachfolgenden bezeichnet als LI, LII und LIII) vor der Verpuppung, wobei die Dauer der gesamten Larvalphase bei Arten der subtropischen/gemäßigten Breiten meist 1-4 Jahre beträgt (SHELFORD 1908; WILLIS 1967; FAASCH 1968; PEARSON 1988; SIMON-REISING et al. 1996; PEARSON & VOGLER 2001). Bei zwei tropischen Festlandarten wurden Larvalentwicklungszeiten von 9-10 Monaten gefunden, was jeweils eine Dormanzphase zum Ende des dritten Larvenstadiums einschloss (PALMER 1976; PAARMANN et al. 1998). Demgegenüber vollenden die drei Arten zentralamazonischer Überschwemmungswälder ihre Larvalentwicklung innerhalb von 3-4 Monaten (AMORIM et al. 1997a; ADIS et al. 1998; AMORIM 2001).

Die Lebenserwartung der Käfer beträgt bei Arten der subtropischen/gemäßigten Breiten gewöhnlich entweder wenige Monate (Arten, die im Frühjahr schlüpfen und anschließend reproduzieren) oder 6-8 Monate (Arten, die zunächst als Käfer überwintern). In beiden Fällen beträgt die Fortpflanzungsperiode nur einige Wochen (WILLIS 1967; SIMON-REISING et al. 1996; PEARSON & VOGLER 2001). HORI (1982) berichtet von einer kurzen Reproduktionsphase im Herbst und einer weiteren im Frühjahr bei der imaginalüberwinternden Art *Cicindela japonica* (Japan), was einer Lebenserwartung von ca. 9-10 Monaten entspricht. Entsprechende Daten für tropische Arten gibt es kaum. Basierend auf phänologischen Daten wurden 3-5 Monate für mehrere Festlandarten angegeben (PALMER 1976; ADIS et al. 1998). Arten in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern, die die aquatische Phase als Käfer (z.T. überleben nur die Weibchen) überdauern (s.u.), haben aufgrund der monatelangen Überflutungsdauer eine Lebenserwartung von 8-14 Monaten (AMORIM et al. 1997b; ADIS et al. 1998; AMORIM 2001). Bei einer dieser Arten, *Pentacomia egregia*, durchlaufen die Weibchen eine Gonadendormanz während der Überdauerung (PAARMANN et al. 1982; AMORIM et al. 1997b; ADIS et al. 1998; AMORIM 2001), was für andere Imaginalüberdauerer ebenfalls zu erwarten ist. Die Offenhabitate besiedelnde Art *T. s. punctata* überlebt das Hochwasser ebenfalls als Käfer (s.u.), so dass eine Lebenserwartung von ca. 9 Monaten vorausgesetzt werden kann (ADIS 1982; ADIS et al. 1993, 1998; RIBEIRO et al. 1996; ADIS & MESSNER 1997).

Die Bestimmung der Lebenszyklen als ein bestimmendes Merkmal jedweder Überlebensstrategie war ein zentrales Ziel der vorliegenden Arbeit. Diese sollten für alle neun Arten/Unterarten der Offenhabitate untersucht werden, mit Schwerpunkt auf den *Phaeoxantha*-Arten. Die zu klärenden Fragen hierbei waren, ob die Arten univoltin sind (wie fast alle bisher untersuchten Invertebraten-Arten zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete; s.o.) und in welcher Art und Weise die Lebenszyklen zeitlich in den vom Flutpuls vorgegebenen Rhythmus eingepasst sind (d.h. welches Stadium die aquatische Phase überdauert, wann Reproduktion und Larvalentwicklung stattfindet, inwiefern Dormanz eine Rolle spielt, sowie etwaige interspezifische Unterschiede). Für die Arten *T. s. punctata* (s.o.) und *P. klugii* (s.u.) galt es, die bekannten und indirekt geschlossenen Fakten im Detail zu dokumentieren und zu ergänzen. Für die Art *P. lindemannae*, der Schwesterart von *P. klugii*, war zu vermuten, dass sie einen gleichen Lebenszyklus wie diese aufweisen würde, bei den anderen Arten war dies völlig offen.

Die Bestimmung der Lebenszyklen sollte auf zweierlei Weise erfolgen. Zum einen sollte versucht werden, die Dauer der Larvalentwicklung im Labor unter kontrollierten Bedingungen zu ermitteln. Zum anderen sollte die Phänologie von Larven und Käfern im Freiland an den zwei Untersuchungsstandorten monatlich über 2 Jahre verfolgt werden, ergänzt durch sporadische Beobachtungen auch an anderen Orten.

Räumlich-zeitliche Verteilung von Larven und Käfern, Gildenstruktur

Die Frage nach den Gründen der hohen Artendiversität in den feuchten Tropen wird nach wie vor kontrovers diskutiert (PETRAITIS et al. 1989; LINSENMAIR 1990; BLACKBURN & GASTON 1996; BARBAULT & SASTRAPADJA 1995; TOKESHI 1999). Unabhängig von den historischen Ursachen stellt sich die Frage nach den Mechanismen, die aktuell die Diversität aufrechterhalten. Die Beantwortung dieser

Frage ist insofern dringlich, als die natürlichen Lebensräume in den feuchten Tropen durch menschliche Aktivitäten akut bedroht sind. Für die Konzeption von Strategien zum Erhalt, Schutz und gegebenenfalls Management solcher Gebiete dürfte es jedoch von großem Nutzen sein, wenn die grundsätzlichen Koexistenzmechanismen bekannt wären (LINSENMAIR 1990; BARBAULT & SASTRAPADJA 1995; TOKESHI 1999; HOLT 2001).

So genannte "deterministische Gleichgewichtsmodelle" postulieren, dass Koexistenz durch enge Einnischung ermöglicht wird (Stichworte: Ressourcenaufteilung, Konkurrenzausschlussprinzip; s. TOKESHI 1999; HOLT 2001), wogegen "stochastische Fluktuationsmodelle" besagen, dass stochastische Elemente (zufällige biotische oder abiotische "Störungen", zeitlich-räumlich heterogene Habitate, u.a.) verhindern, dass ein Gleichgewichtszustand (= Klimax) erreicht wird und dadurch hohe Diversität aufrechterhalten wird. Hierbei können sich viele Arten in ihren Nischen stark überlappen (CHESSON 1986; CHESSON & CASE 1986; PETRAITIS et al. 1989; LINSENMAIR 1990; TOKESHI 1999; HOLT 2001). Vereinfacht gesagt wird im letzteren Fall angenommen, dass die Abundanzen der Arten nicht groß genug oder flächendeckend werden damit interspezifische Konkurrenz einen Ausschluss von Arten bewirken könnte.

Die komplexe Struktur (zeitliche, räumliche, funktionelle Dimensionen) einer Gemeinschaft von Arten, die ähnliche Ressourcen nutzen (= Gilden; s. SCHAEFER 1992; ROOT 2001), spiegelt die Art und Weise wider, in der die Arten aktuell miteinander leben, d.h. in welchem Ausmaß sie potentiell interagieren (vgl. z.B. 'Einnischungsmuster' in MÜLLER 1985). Allerdings gibt die Gildenstruktur keine direkten Hinweise auf die zugrunde liegenden Koexistenzmechanismen (NIEMELÄ 1993; TOKESHI 1999). Jedoch zeigt sie indirekt die mögliche Bedeutung der potentiell beteiligten Mechanismen und liefert damit die Grundlage für genauere, quantitative Untersuchungen.

Sandlaufkäfer werden als geeignete Indikatoren für Gesamt-Biodiversität erachtet (PEARSON 1992; PEARSON & CASSOLA 1992; CARROLL & PEARSON 1998; RODRÍGUEZ et al. 1998; CASSOLA & PEARSON 2000; vgl. LAWTON & GASTON 2001). Untersuchungen zu Verbreitung, Habitatspezifität, Gildenstruktur, Koexistenzmechanismen und ähnlichen Themen dürften daher von über die Gruppe hinausgehendem Interesse sein, da die der Diversität im Indikator-Taxon zugrunde liegenden Mechanismen der Aufrechterhaltung von Diversität ebenso bei den zu indizierenden Taxa wirksam sein sollten, zumindest auf bestimmten Ebenen. Wenn sich beispielsweise ein größerer Anteil einer regionalen Sandlaufkäferzönose stenotop verhält und damit Artendiversität an Habitatdiversität gekoppelt ist, dann müsste man einen solchen Zusammenhang auch in den zu indizierenden Taxa annehmen (möglicherweise auf anderem taxonomischem Niveau), wenn die Beziehung von Indikator zu Zieltaxa nicht zufällig sein sollte. Dies wäre analog auch auf anderen räumlichen Ebenen ebenso wie in Bezug auf regional und/oder lokal wirksame Koexistenzmechanismen zu erwarten.

Trotz dieses Potentials gibt es nur wenige Untersuchungen zur Struktur tropischer Sandlaufkäfergilden, und diese beziehen sich im Wesentlichen auf einen Vergleich von Mandibelspreizweiten der Imagines als ein Maß für die Ähnlich- oder Unähnlichkeit des Beutespektrums (im Folgenden 'funktionelle' Struktur genannt). Sie zeigten eine funktionelle (PEARSON 1980) sowie funktionelle und räumliche Trennung (GANESHAIAH & BELAVADI 1986). Die bisher einzige Studie, die Larven berücksichtigte, untersuchte Gilden in einem Festlandregenwaldgebiet in der Nähe von Manaus (Brasilien). Ein Teil der Ergebnisse ist publiziert (PAARMANN et al. 1998), weitere sind nach wie vor unveröffentlicht und ein vergleichender Überblick (Vergleich zu Gilden der Überschwemmungsgebiete in derselben Region) wurde in ZERM et al. (2001) gegeben. Die Studie zeigt, dass sich die Arten des Regenwaldbodens räumlich-zeitlich und teilweise auch funktionell überlappen, was als Hinweis darauf gedeutet wurde, dass Konkurrenz aktuell eine untergeordnete Bedeutung für die Strukturierung der Gilde spielt.

Regelmäßige Beobachtungen im Überschwemmungsgebiet des Amazonas (Rio Solimões) und Rio Negro während gut zwei Jahren sollten Auskunft geben über die Verteilung der Arten auf regionaler Ebene und damit über die Habitatspezifität der beteiligten Arten. Im August 1999 wurde auf einer Festland-Weißsandfläche bei Manaus erstmals eine Population von *P. limata* gefunden. Da diese Art bisher nur von Überschwemmungsgebieten bekannt war (WIESNER 1992 u. pers. Mitt.), wurde dieser

Befund in die vorliegende Arbeit einbezogen.

Die Struktur der beiden Gilden (Weiß- und Schwarzwassergilde; vgl. Tab.1) sollte exemplarisch an den beiden Untersuchungsstandorten untersucht werden, ergänzt durch Beobachtungen wechselnder Intensität an anderen Stellen. Die jahreszeitliche Struktur der Gilden ergibt sich durch Vergleich der artspezifischen Phänologien und Lebenszyklen, differenziert für Larven und Käfer. Die tageszeitliche Struktur ergibt sich aus dem Vergleich der artspezifischen Aktivitätsmuster (ebenfalls differenziert für Larven und Käfer), die im Rahmen der Feldarbeiten erfasst wurden.

Die lokale räumliche Struktur der Gilden ergibt sich aus den kleinräumig bevorzugten Aufenthalts- bzw. Aktivitätsorten der Larven und Käfer (Mikrohabitat-Ebene; vgl. PETREN 2001). Da sich die Beschaffenheit der Offenhabitate aufgrund des ständig wechselnden Wasserstandes permanent verändert, stellen diese Mikrohabitate, besonders für die mobilen Käfer, zuweilen keine fixen Orte dar und beziehen sich dann auf Typen von Mikrohabitaten (wie z.B. die Wasserkante). Während der regelmäßigen Feldbeobachtungen wurde ermittelt, wo sich aktive Käfer der verschiedenen Arten im Bereich der Untersuchungsstandorte aufhalten. Durch intensives Suchen nach Larven und umfangreiches Ausgraben zur Artbestimmung wurden die Larvalhabitate der Arten ermittelt. Da der gesamte Lebenszyklus bei der Erfassung der lokalen Aufenthalts- bzw. Aktivitätsorte berücksichtigt wird, ergibt sich so eine relativ vollständige Beschreibung der Habitate der Arten.

Obige Komponenten zusammengenommen sollte die räumlich-zeitliche Struktur der Gilden darstellen. Hierbei war zu berücksichtigen, dass zeitliche und räumliche Aspekte bei den Arten eng miteinander verwoben sind und dass der Lebensraum selber einem ständigen Wechsel unterliegt, und zwar ebenfalls in räumlich-zeitlicher Hinsicht (wechselnde Ausdehnung der Habitate aufgrund des Wasserstandes, Vegetationssukzession nach Abfluss des Hochwassers, Austrocknung der Böden etc.). Zusätzlich gibt die derart beschriebene Gildenstruktur Auskunft über das intraspezische Koexistenzmuster von Larven und Imagines.

Um Auskunft über Gildenstruktur in Bezug auf Beutespektrum (funktionelle Struktur) zu erhalten, wurden die Mandibelspreizweiten der Imagines vermessen und gildenintern verglichen.

Überflutungstoleranz oder -resistenz

Viele Sandlaufkäfer besiedeln flussnahe Habitate, in denen Überflutung ein wiederkehrender Faktor ist, von dem insbesondere die Larven betroffen sind. Obwohl mehrere Studien berichten, dass Sandlaufkäferlarven Überflutung überleben (HAMILTON 1885; WILLIS 1967; KNISLEY & PEARSON 1981; PEARSON 1988) gibt es nur wenige quantitative Angaben zum Ausmaß von Überflutungstoleranz oder -resistenz. Drei Wochen war die maximale bekannte Resistenz von Larven (*Cicindela purpurea*, New Hampshire, USA) (WILSON 1974). Die erste experimentelle Untersuchung unternahmen HOBACK et al. (1998), die bei *Cicindela togata* (Nebraska, USA) eine maximale Resistenz von knapp einer Woche bei 25°C ermittelten. WILLE & MICHENER (1962) beobachteten, dass Käfer der Art '*Megacephala sobrina*' in Röhren am vertikalen Flussufer Hochwasser überlebten, Angaben zur Dauer fehlen jedoch. Noch spärlicher sind die Kenntnisse zu phänologischen, physiologischen, ethologischen und anderen Anpassungen der entsprechenden Arten an den Faktor Überflutung (HOBACK et al. 1998, 2000; und verschiedene Arbeiten zu zentralamazonischen Sandlaufkäfern; s.o., s.u.).

In Anlehnung an ADIS & MESSNER (1997) wird im Nachfolgenden zwischen Überflutungstoleranz (einige Stunden bis einige Tage) und Überflutungsresistenz (bis mehrere Wochen oder Monate) unterschieden.

Invertebraten-Arten der Bodenfauna zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete, die einen nicht-migratorischen Typ von Überlebensstrategie zeigen (vgl. Abb. 2), müssen überflutungsresistent sein, was sich meist auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium beschränkt. Einige wenige Arten schaffen es sogar, unter Wasser aktiv zu sein (eine Diplopoden- und mehrere Milbenarten), die meisten jedoch überdauern in Dormanz (je eine Art von Symphylen, Käfern, Hymenopteren, Dipluren und Zikaden sowie viele Milbenarten). Etliche Milben- und Springschwanz- sowie je eine Hundertfüßer- und Felsenspringerart überdauern als Ei (ADIS & MESSNER 1991; ADIS 1992a, 1997, 2000; FRANKLIN et al. 1997, 2001; GAUER 1997a, b). Plastronstrukturen (vgl. MESSNER & ADIS 2000), die eine Aufnahme von im Wasser gelöstem Sauerstoff ermöglichen, sind insbesondere für die unter Wasser aktiven Arten beschrieben worden (MESSNER & ADIS 1988, 1992, 1994; ADIS & MESSNER 1991). Diese Möglichkeit bietet sich jedoch nur für Arten, die sich im Bereich sauerstoffreichen Wassers, also vor allem nahe der Oberfläche, aufhalten, nicht jedoch für solche, die im Boden oder anderen geschützten Orten überdauern, da dort hyp- oder anoxische Bedingungen herrschen (vgl. GESSNER 1961; ADIS & MESSNER 1991). Von Plastronstrukturen abgesehen sind die physiologischen Grundlagen monatelanger Überdauerung unter Wasser bisher kaum untersucht worden. Für die Hornmilbenart *Rostrozoetes foveolatus*, deren Überflutungsresistenz in sauerstoffhaltigem Wasser bis zu 155 Tage betrug, wurde explizit gezeigt, dass sie >10 Tage in sauerstofffreiem Wasser überlebt (MESSNER et al. 1992; FRANKLIN et al. 1997, 2001). Generell muss man für viele der submers überdauernden Arten aufgrund ihrer Überdauerungsorte annehmen, dass sie hochgradig resistent gegenüber hyp- oder anoxische Bedingungen sind.

Bisherige (ADIS et al. 1998) und in der vorliegenden Arbeit präsentierte Ergebnisse zu Überlebensstrategien von Sandlaufkäfern zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete zeigten, dass die aquatische Phase entweder vom dritten Larvenstadium im überfluteten Boden überdauert wird (*Phaeoxantha*-Arten) oder dass die Imagines vermuteter- oder bekannterweise zu 'trockenen' Stellen fliegen und dort überdauern (in der Regel wohl innerhalb des Überschwemmungsgebietes: z.B. Stamm- und Kronenregion der Überschwemmungswälder, Treibholz, schwimmende Makrophyten). ADIS & MESSNER (1997) tauchten Imagines von neun Arten aus Festland- und Überschwemmungsgebieten und fanden maximale Überlebenszeiten von 2-18 Stunden. Nur *T. s. punctata* zeigte eine größere Toleranz von 24-30 Stunden, was mit ihrem einzigartigem Tauchverhalten erklärt wurde (ADIS et al. 1993; ADIS & MESSNER 1997).

Vor dem Hintergrund der Ergebnisse bisheriger Tauchversuche (s.o.) und den Befunden zu Überlebensstrategien der Arten der Offenhabitate (vgl. Tab. 1) ist zu erwarten, dass die Überflutungstoleranz der Imagines bei allen Arten gering ist. In der vorliegenden Arbeit wurden daher Tauchversuche unternommen, die zeigen sollten, ob dies zutrifft.

Bei den larvalüberdauernden Arten wurde die Überflutungsresistenz der Larven zunächst im Freiland quantifiziert. Es ist zu erwarten, dass diese Larven überflutungsresistenter sind als solche imaginalüberdauernder Arten, da größere Überflutungsresistenz bei terrestrischen Wirbellosen generell nicht verbreitet ist (IRMLER 1979; ADIS 1992b; ADIS & MESSNER 1997; WEIGMANN & WOHLGEMUTH-VON REICHE 1999; ZULKA 1999; HOBACK & STANLEY 2001). Aus diesem Grunde wurde im Labor experimentell untersucht, ob die Überflutungsresistenz bei aktiven (d.h. nicht-dormanten) Larven larvalüberdauernder Arten tatsächlich größer ist als bei Imaginalüberdauerern. Um herauszufinden, ob Dormanz möglicherweise die Überflutungsresistenz vergrößert, wurde diese sowohl bei aktiven als auch bei dormanten Larven von *P. klugii* getestet. Larven der Arten *P. klugii* und *P. lindemannae* verschließen im Freiland aktiv ihre Löcher wenn sie sukzessive durch den steigenden Wasserpegel von unten überflutet werden, d.h. sie richten sich aktiv auf den kommenden Zustand ein. Dieser sukzessive Prozesses des Flutens könnte möglicherweise physiologische Änderungen induzieren, die die Resistenz erhöhen. Um dies zu testen wurde die Überflutungsresistenz bei in Sediment sukzessive überfluteten Larven beider Arten bestimmt.

Überlebensstrategien

Die drei Sandlaufkäferarten der Weiß- und Mischwasser-Überschwemmungswälder, von denen eine Art (*Pentacomia egregia*) besonders gut untersucht ist, gehören zur Gruppe der 'Vertikal-Migranten' (vgl. Abb. 2) (IRMLER 1973, 1979; PAARMANN et al. 1982; AMORIM et al. 1997a, 1997b; ADIS et al. 1998; AMORIM 2001). Von einer Sandlaufkäferart der Offenflächen (*T. s. punctata*), ist bekannt, dass sie als Käfer das Hochwasser in der Kronenregion, auf Treibholz oder auf schwimmender Vegetation überdauert, wo sie sich tagsüber tauchenderweise unter Wasser versteckt hält (ADIS 1982; ADIS et al. 1993, 1998; ADIS & MESSNER 1997), was in etwa dem 'vertikal-migratorischen' Strategietyp entspricht (vergl. Abb. 2). Diesen migratorischen Arten ist gemeinsam, dass sie univoltin sind und als Käfer die aquatische Phase überdauern. Dies impliziert (auch wenn bisher nicht für alle Arten explizit gezeigt) eine relativ schnelle Larvalentwicklung während der terrestrischen Phase. Dieser Strategietyp soll im Nachfolgenden als 'Imaginalüberdauerung' bezeichnet werden.

Gestützt auf die Beobachtung von Larvenlöchern des dritten Larvenstadiums kurz nach Abfluss des Hochwassers an hochgelegenen Stellen in offenen Weißwasserhabitaten berichteten ADIS et al. (1998), dass die Sandlaufkäferart *P. klugii* die aquatische Phase als Larve überflutet im Boden überdauert. Dies war der erste Hinweis auf eine nicht-migratorische Überlebensstrategie bei zentralamazonischen Carabiden, die im Nachfolgenden als 'Larvalüberdauerung' bezeichnet wird.

Zusammenfassend sollen die Überlebensstrategien der Arten untereinander und mit anderen Arten und Artengruppen verglichen werden. Ausgehend von einem Vergleich der Lebenszyklen sollen die mit den jeweiligen Strategien einhergehenden spezifischen Anpassungen beschrieben und erörtert werden. Vor dem Hintergrund, dass die Bedeutung des Fliegens für die verschiedenen Überlebensstrategien der Arten variiert, sollte gezielt die Flugfähigkeit der Arten verglichen werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Identität der Larven (ARNDT et al. 2002)

Die Aufzucht aller drei Larvenstadien aus im Labor abgelegten Eiern gelang für die Arten *P. lindemannae*, *P. a. aequinoctialis*, *P. a. bifasciata*, *P. limata* und *P. cribrata*, deren Larven bisher nicht bekannt waren. Die Larven der Art *T. s. punctata* sowie *T. spinosa* (für Letztere nur LII und LIII) konnten mittels Aufzucht bis zum Käfer von im Freiland gesammelten Larven identifiziert werden. Das Ergebnis dieser Bemühungen ist ein Bestimmungsschlüssel, der die bereits früher beschriebene Arten (ARNDT et al. 1996; PUTCHKOV & ARNDT 1997; ADIS et al. 1998) mit einschließt und damit die Larven aller bisher bekannten Arten der zentralamazonischen Überschwemmungsgebiete umfasst. Angaben zu Larvalhabitaten und Öffnungsdurchmessern der Larventunnel ergänzen den Schlüssel.

Lebenszyklen (ZERM & ADIS 2000, 2001b)

Die Dauer aller drei Larvenstadien (inkl. Verpuppung) von *P. klugii*, *P. lindemannae*, *P. a. aequinoctialis*, *P. a. bifasciata* und *P. cribrata* wurde durch Aufzucht unter kontrollierten Bedingungen im Labor bestimmt. Für die Art *T. s. punctata* konnte auf diese Weise die Dauer von LII und LIII ermittelt werden. Unter der Annahme, dass die Dauer von LI etwa gleich ist wie die von LII, kann die Gesamtdauer der Larvalentwicklung auch dieser Art als ermittelt gelten.

Die Gesamtdauer der Larvalentwicklung variierte stark von Art zu Art. Die beiden größten Arten, *P. klugii* und *P. lindemannae*, benötigten ca. 6-7 Monate, wobei die Dauer von LIII aufgrund unterschiedlich langer Dormanzphasen besonders stark streute. Die beiden Unterarten von *P. aequinoctialis* durchliefen die Larvalphase in 3,5-4,5

Monaten. Bei den Arten *T. s. punctata* und *P. cribrata* hingegen wurde die Larvalphase innerhalb von ca. 3 Monaten beendet. ADIS et al. (1998) züchteten die Art *C. suturalis* im Labor unter etwas anderen Bedingungen (niedrigere Temperatur u.a.) und ermittelten ca. 4 Monate für die gesamte Larvalphase. Möglicherweise wäre die Entwicklung unter den hier verwendeten Bedingungen schneller gewesen (vgl. Diskussion in ZERM & ADIS 2001b). Ein Vergleich von Larvalphasendauer und Körperlänge der Käfer der verschiedenen Arten zeigte, dass die Unterschiede nicht nur durch die unterschiedliche Größe der Käfer bedingt sein können, da bei *P. aequinoctialis ssp.* die größere der beiden Unterarten schneller in ihrer Larvalentwicklung war und die Larven von *T. s. punctata* und *P. cribrata* eine etwa gleich lange Zeitspanne benötigten, obwohl die Käfer der ersteren Art etwa doppelt so groß als die der Letzteren sind.

Unter allen im Labor unter konstanten Bedingungen aufgezogenen Larven durchliefen nur einige Exemplare der Arten *P. klugii* und *P. lindemannae* eine längere inaktive Phase vor der Verpuppung (>7 bis max. 31 Wochen), was als Dormanz bezeichnet wurde (für *P. cribrata* liegen hierzu keine Daten vor). Bei den anderen Exemplaren wie auch den anderen Arten dauerte der inaktive Zeitraum vor der Verpuppung in der Regel ca. 1-2, maximal 2-7 Wochen.

Die Dauer der Puppenphase betrug im Mittel 12-17 Tage bei den untersuchten Arten und war damit relativ einheitlich. Die Dauer der Eientwicklung konnte nur indirekt geschätzt werden und betrug <12-<20 Tage bei den *Phaeoxantha*-Arten und <12 Tage bei *P. cribrata*. RIBEIRO et al. (1996) berichteten von im Mittel 8,2 (max. 13) Tagen für die Eientwicklung bei *T. s. punctata*.

Im Freiland währte die Larvalphase von *P. klugii* und *P. lindemannae* 10-14 bzw. >8-12 Monate wenn die Habitate nicht überflutet wurden. Für *P. klugii* konnte gezeigt werden, dass mindestens ein Teil der Larven zum Ende des LIII-Stadiums mehrere Wochen in Dormanz geht, für die andere Art wird dies ebenfalls vermutet. In Jahren mit hohen Wasserständen werden die Larvalhabitate überflutet (die Larven überdauern in Dormanz im Boden; s.u.) wodurch sich die Larvalphase weiter verlängert.

Die Dauer der Larvalentwicklung von *P. a. bifasciata* konnte im Freiland weniger genau bestimmt werden als für die beiden vorhergehenden Arten. Aus verschiedenen Beobachtungen wurde indirekt geschlossen, dass die Dauer ca. 7-10 Monate betrug, wobei sie bei später im Jahr geschlüpften Larven wohl auch deutlich kürzer gewesen sein könnte. Weitere Indizien deuteten darauf hin, dass am Ende von LIII ebenfalls eine Dormanzphase durchlaufen wird, auch sprechen einige Beobachtungen dafür, dass Larven auch dieser Art eine gewisse Zeit überflutet im Boden das Hochwasser überdauern könnten (vgl. Diskussion in ZERM & ADIS 2001b). Für die Arten *T. s. punctata* und *P. cribrata* wurde die Dauer der Larvalentwicklung im Freiland auf 3-4,5 Monate geschätzt. Da verschiedene Indizien für einen anuellen Lebenszyklus mit überdauernden Käfern auch bei *T. spinosa* und *C. suturalis* sprechen, ist hier eine Larvalphase von ebenfalls 3-4 Monaten Dauer zu erwarten.

Die Lebenserwartung der Käfer im Freiland unterscheidet sich erheblich von Art zu Art. Für *P. klugii* und *P. lindemannae* wurden Zeiträume von 3-4 Monaten geschätzt, während die Lebenserwartung bei *P. a. bifasciata* mit >6 Monaten außergewöhnlich groß war (begleitet von der Ausbildung von Gelbkörpern in den Ovarien). Für die Arten *P. a. aequinoctialis* und *P. limata* ist die Käferlebenserwartung unbekannt. Für Erstere wurde vermutet, dass sie entsprechend der kurzen terrestrischen Phase an den Larvalhabitaten zumindest an diesen Stellen nur einige Monate betrug, allerdings könnte sie

unter anderen Bedingungen eventuell auch länger sein, wie das Beispiel *P. a. bifasciata* zeigt. Da für die Arten *T. s. punctata*, *T. spinosa*, *P. cribrata* und *C. suturalis* ein annueller Lebenszyklus mit überdauernden Käfern angenommen wird (s.u.; vgl. Diskussion in ZERM & ADIS 2001b) müssen für die Lebenserwartung der Käfer ca. 9 Monate veranschlagt werden. Ebenso muss man eine Gonadendormanz während der aquatischen Phase annehmen wie sie für *Pentacomia egregia* gezeigt wurde (AMORIM et al. 1997b; AMORIM 2001). Die Existenz von Fettkörpern bei *C. suturalis*, *T. spinosa* und *T. s. punctata* wurde als ein Hinweis auf eine solche Gonadendormanz gewertet.

Im Gegensatz zur Dauer der Larvalentwicklung erscheint die der Puppenphase und Eientwicklung bei den hier untersuchten Arten eher einheitlich. Die Werte für die Eientwicklungsdauer lagen im Bereich, der generell für Sandlaufkäfer angegeben wird (PEARSON 1988), obwohl einige Autoren auch etwas längere Zeiträume fanden (FAASCH 1968; PALMER 1976). Die Puppenphasendauer war ähnlich wie bei der Festlandart *Pentacomia ventralis* aus Zentralamazonien (PAARMANN et al. 1998) aber etwas kürzer als bei Arten aus subtropischen und gemäßigten Breiten sowie einer Art aus Bergwäldern Costa Ricas (WILLIS 1967; FAASCH 1968; PALMER 1976). Abweichungen bei beiden Parametern könnten jeweils durch Temperaturunterschiede bedingt sein. Mit dieser Arbeit liegen erstmals entsprechende Daten für die Gattung *Phaeoxantha* vor. Sie zeigen weitestgehend Übereinstimmung mit Befunden zu anderen Megacephalini (*T. s. punctata* (s.o.) und *Pseudoxychila tarsalis* (PALMER 1976)) und zu den Cicindelini (s.o.). Es lässt sich daher festhalten, dass die Dauer von Eientwicklung und Verpuppung bei Sandlaufkäfern insgesamt offenbar ein stabiles Merkmal ist.

Bei allen untersuchten Arten war die Dauer der Larvalentwicklung im Labor kürzer als im Freiland, was auf das wahrscheinlich bessere Nahrungsangebot im Labor zurückgeführt wurde. Eventuell spielte bei den *Phaeoxantha*-Arten auch eine Rolle, dass im Labor etwaige Zeitgeber (trigger) zum Beginn oder zur Beendigung von Dormanzphasen nicht gegeben waren (*P. aequinoctialis ssp.* gingen im Labor z.B. gar nicht in Dormanz). Grundsätzlich stimmen Labor- und Freilandergebnisse insofern überein, dass sich die im Freiland schneller entwickelnden Arten auch im Labor schneller entwickelten.

Insgesamt lassen sich die vorliegenden Ergebnisse folgendermaßen zusammenfassen (vgl. auch Tab. 1):

(1) Alle Arten der Offenhabitate zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete sind univoltin. Larvalüberdauernde Arten durchlaufen am oder gegen Ende der Larvalphase eine Dormanz, die einerseits offenbar dazu dient, den richtigen Schlüpfzeitpunkt der Käfer zu synchronisieren, andererseits sicherlich auch eine wichtige Rolle bei der Überflutungsüberdauerung spielt (s.u.).

(2) Die Lebenszyklen der Larvalüberdauerer *P. klugii* und *P. lindemannae* entsprechen mit einer langen Larvalphase, der Dormanz gegen Ende von LIII und einer geringen Lebenserwartung der Käfer dem Muster, das bisher für tropische Festlandarten bekannt ist (Lebenszyklusdaten zu *Phaeoxantha*-Arten gab es bisher nicht). Es entspricht in etwa auch dem Muster, das generell für Arten aus subtropischen und gemäßigten Breiten bekannt ist, bei denen die Larvalphase lang und die Imaginalphase entweder kurz oder, im Falle überwinternder Käfer, zumindest die Reproduktionsphase kurz ist.

(3) Basierend auf der Phänologie der Imagines wird vermutet, dass *P. limata* einen ähnlichen Lebenszyklus wie *P. klugii* und *P. lindemannae* aufweist. Der Lebenszyklus von *P. a. bifasciata* und vermutlich auch von *P. a. aequinoctialis* entspricht ebenfalls diesem Muster, mit dem Unterschied, dass die Imaginal- und Reproduktionsphase hier

außergewöhnlich lang ist.

(4) Das Lebenszyklusmuster der imaginalüberdauernden Arten *T. s. punctata*, *T. spinosa*, *P. cribrata* und *C. suturalis* ist mit einer kurzen Larvalphase (ohne Dormanz) und einer langen Imaginalphase mit Gonadendormanz von bisher bei Sandlaufkäfern außerhalb Amazoniens bekannten Lebenszyklen grundlegend verschieden. Die einzig bekannten Beispiele mit gleichem Lebenszyklus sind die drei Arten aus den Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens (s.o.).

Räumlich-zeitliche Verteilung von Larven und Käfern, Gildenstruktur (v.a. ZERM & ADIS 2001b, c; ZERM et al. 2001)

Nach regelmäßiger Feldarbeit während gut zwei Jahren und in Übereinstimmung mit Beobachtungen verschiedener Autoren (RIBEIRO et al. 1996; ADIS et al. 1998; ADIS pers. Mitt.) kann festgehalten werden, dass die Arten *P. lindemannae* und *P. a. bifasciata* im Raum Manaus durchweg auf das Schwarzwassergebiet beschränkt sind. Die Art *P. limata* kommt in Schwarzwassergebieten vor und wurde zusätzlich überraschenderweise auch auf dem Festland gefunden. Umgekehrt scheinen die Arten der Weißwassergebiete nicht in den Schwarzwasserbereich vorzudringen, mit Ausnahme von *T. s. punctata*, die als Einzige in beiden Gebieten reproduzierend gefunden wurde. Ob die sporadisch an einem Schwarzwasserstrand gegenüber von Manaus, also in unmittelbarer Nähe von Weißwasserbereichen, gefundenen *C. suturalis* und *P. cribrata* dort auch reproduzierten, blieb offen. Larven dieser Arten wurden dort jedenfalls nicht gefunden. Im Vergleich mit Befunden von Festlandgebieten und Überschwemmungswäldern ergibt sich ein gegenüber dem Vorwissen (s.o.) ergänztes Bild für die Arten aus dem Raum Manaus:

(1) In Bezug auf die Unterscheidung Festland vs. Überschwemmungsgebiet sind 24 der 26 Arten/Unterarten stenotop.

(2) Von den 16 Festlandarten kommen sieben nur in Offenhabitaten vor, acht nur in Wäldern und eine speziell an Waldrändern.

(3) Von den 13 Arten/Unterarten aus Überschwemmungsgebieten sind alle stenotop in Bezug auf die Unterscheidung Wald vs. Offenhabitate.

(4) Von den neun Arten/Unterarten der Offenhabitate der Überschwemmungsgebiete sind acht stenotop in Bezug auf Weiß- vs. Schwarzwasser-Überschwemmungsgebiet (s. Tab. 1).

Zusammenfassend wurde geschlossen, dass die Sandlaufkäferarten im Raum Manaus auf regionaler Ebene ein hohes Maß an Habitatspezifität zeigen. Die für diese Spezifität relevanten Faktoren sind für keine der Arten bekannt. Man könnte vermuten, dass Lebenszyklus-, Substratunterschiede und/oder eventuell höheres Nahrungsangebot in Überschwemmungsgebieten für die Trennung zwischen Arten des Festlandes und der Überschwemmungsgebiete verantwortlich zeichnen.

Die räumliche Struktur auf lokaler Ebene konnte nicht ganz vollständig erfasst werden, da die Larvalhabitate von *P. limata* gar nicht und die von *C. suturalis* und *T. spinosa* nur teilweise ermittelt werden konnten. Aus den vorliegenden Befunden geht jedoch hervor, dass die Larven der untersuchten Arten kleinräumig spezifische Habitate aufweisen (= Mikrohabitate, da es sich jeweils um Untereinheiten der Offenhabitate handelt). Unterscheidungsparameter waren je nach Art (z.T. in Kombination) Sedimentbeschaffenheit (Lehm/Ton vs. Sand), Ausmaß der 'Offenheit' des Habitats und relative Lage entlang des Flutgradienten. Nur von ein bis zwei Artenpaaren wurden Larven

kleinräumig regelmäßig zusammen gefunden, ansonsten bildeten die Larven monospezifische Bestände.

Bei den mobileren Käfern war die Lage naturgemäß komplizierter. Jeweils unterschiedlich große Anteile der Käferpopulation hielten sich bei allen Arten während verschieden langer Zeiträume entlang der Wasserkante der Flüsse auf. Für die nachtaktiven Arten *P. klugii* und *P. lindemannae* wurden dort während der gesamten Aktivitätsphase ähnlich große Aktivitätsdichten wie an deren Larvalhabitaten gefunden. Der überwiegende Teil der ebenfalls nachtaktiven Käfer von *P. aequinoctialis ssp.* und *P. limata* hielt sich ebenfalls dort auf. Die tagaktiven Käfer der Arten *C. suturalis* und *P. cribrata* wurden sporadisch in Gruppen an den verschiedensten Flussuferstellen gesichtet, ebenfalls meist entlang der Wasserkante. Die nachtaktiven Käfer von *T. s. punctata* und, weniger deutlich, *T. spinosa* kamen nur während der Eiablagephase zur Wasserkante und/oder angrenzenden Bereichen, den Rest des Jahres hielten sie sich offenbar vor allem in uferferneren Bereichen auf. Der Aufenthaltsort der Käfer aller imaginalüberdauernden Arten während der aquatischen Phase ist bis auf *T. s. punctata* (s.o.) nach wie vor unbekannt.

Die jahreszeitliche Gildenstruktur war dadurch charakterisiert, dass die Arten zwei verschiedene Lebenszyklustypen aufwiesen (s.o.). Tageszeitliche Strukturen ergaben sich dadurch, dass sich die Arten hinsichtlich Nacht- oder Tagaktivität unterschieden, sowohl bei Larven als auch bei Käfern. Der Vergleich der Mandibelspreizweiten zeigte, dass die Gilden intern funktionell offenbar weitgehend getrennt sind.

Die interspezifische Gesamtstruktur der Gilden als Zusammenschau der verschiedenen Komponenten war geprägt durch Nischentrennung. Die Larven und Käfer der meisten Arten waren räumlich und/oder zeitlich weitgehend getrennt. Bei Larven war dies meist durch unterschiedliche Mikrohabitate bedingt, bei Käfern durch unterschiedliche Lebenszyklen, Aktivitätsmuster und (Mikro-)Habitate. Sofern sich Käfer verschiedener Arten überhaupt begegnen, sind sie immer noch in Bezug auf ihr potentielles Beutespektrum getrennt. Diese Befunde zeigen deutlich, dass sowohl Larven als auch Imagines im gesamten Jahreslauf zu berücksichtigen sind, um die tatsächliche Art und Weise der Koexistenz sympatrischer Arten einschätzen zu können. Artenlisten zusammen vorkommender Arten sind hierfür unzureichend.

Anders als die Gilden der Überschwemmungs- und Festlandwälder (für Offenhabitate auf dem Festland liegen noch zu wenig Daten vor; vgl. ZERM et al. 2001) scheinen die hier untersuchten Gilden auf Offenhabitaten der Überschwemmungsgebiete also eher deterministisch strukturiert zu sein. Offenbar ist der Artenreichtum in gewisser Weise an Habitatreichtum gekoppelt. Da sich die Gildenstruktur aus dem Artenspektrum ergibt, könnte dies entweder Zufall sein (zufällige Artenzusammensetzung) oder seine Ursache in biogeografisch/historischen Beschränkungen haben (potentiell verfügbare Arten auf überregionaler Ebene). Es könnte aber auch ein Ausdruck von Konkurrenzausschluss (oder mehreren Faktoren zusammen) sein, da die hier beschriebene Gildenstruktur ausgeprägte Ressourcenaufteilung widerspiegelt, die wiederum sicherlich die Koexistenz von Arten begünstigt. Zur Klärung dieser Frage sollte zukünftige Forschung die für die einzelnen Arten limitierenden Faktoren identifizieren, die Nischenunterschiede quantifizieren sowie nah verwandte Arten aus gleichen und unterschiedlichen Habitattypen einbeziehen. Des weiteren dürfte von Interesse sein, inwiefern die je nach Habitattyp unterschiedlichen Ergebnisse aus Zentralamazonien tatsächlich habitatbedingt sind und ob diese Ergebnisse für die Tropen insgesamt verallgemeinerbar sind.

In Bezug auf das intraspezifische Koexistenzmuster zeigte sich, dass Larven und Käfer einer Art je nach Lebenszyklustyp, Tagesaktivitätsmuster und Käferverhalten in unterschiedlichem Ausmaß in Kontakt kommen. Die Bandbreite reichte von teilweiser räumlich-zeitlicher Überlappung (*P. klugii*) bis zu fast vollständiger Trennung (*T. s. punctata*). Als Grund für unterschiedliche tageszeitliche Aktivitätsmuster von Larven und Käfer könnte man Konkurrenzvermeidung postulieren. Die jahreszeitlichen und räumlichen Komponenten des Koexistenzmusters dürften jedoch eher auf den Flutpuls zurückzuführen sein, einerseits dadurch, dass entweder die Larven oder die Käfer die aquatische Phase überdauern (mit entsprechend zeitlichen und/oder räumlichen Verschiebungen), andererseits dadurch, dass die Wasserkante, von der angenommen wird, dass sie eine vergleichsweise große Menge an Nahrung bietet, aufgrund des Wasserregimes tagtäglich ihre Position ändert und daher nur für die mobilen Käfer, nicht jedoch für die quasi-sessilen Larven nutzbar ist.

Überflutungstoleranz oder -resistenz (ZERM & ADIS 2001b)

Die Überflutungstoleranz von Käfern war bei allen getesteten Arten gering (<10 h oder <15 h; *P. klugii*, *P. lindemannae*, *P. aequinoctialis* ssp. und *T. spinosa*). Dies entsprach insofern den Erwartungen, als dass es keinerlei Hinweise auf eine Unterwasserüberdauerung von Käfern gab. Für die verbleibenden nicht getesteten Arten (*C. suturalis* und *P. cribrata*) ist eine größere Überflutungstoleranz ebenfalls nicht zu erwarten. Auch erscheint es unwahrscheinlich, dass eine der hier getesteten Arten ein Tauchvermögen wie *T. s. punctata* aufweist, da diese mit 24-30 h deutlich überflutungstoleranter ist (s.o.).

Die im Freiland ermittelte larvale Überflutungsresistenz von *P. klugii* und *P. lindemannae* (LIII) betrug >3-4 Monate, bei ca. 29 °C Wassertemperatur. Für *P. aequinoctialis ssp.* wurde aufgrund verschiedener Indizien vermutet, dass ihre LIII ebenfalls überflutet im Boden überdauert. Da keine Felddaten vorliegen, bleibt die Überflutungsresistenz im Freiland unbekannt.

Die Überflutungstoleranz aktiver Larven obiger Arten im Laborversuch betrug nur wenige Tage, ebenso wie bei Larven der imaginalüberdauernden Art *T. s. punctata*. Larven von *P. klugii*, die in Laborhaltung in Dormanz gingen und daraufhin getestet wurden, zeigten Toleranzwerte von >15 Tagen (bei relativ hoher Sterblichkeit). Dagegen zeigten Larven von *P. klugii* und *P. lindemannae*, die im Labor in Sediment sukzessive von unten geflutet wurden, mit >3 Monaten Resistenzwerte, die denen der Feldbeobachtungen entsprachen.

Zusammenfassend wurde gefolgert:

(1) Überflutungsresistenz bei Käfern spielt offenbar bei keiner der Arten eine Rolle für das Überleben im Überschwemmungsgebiet.

(2) Im Freiland überlebten Larven der larvalüberdauernden Arten *P. klugii* und *P. lindemannae* >3-4 Monate Überschwemmung.

(3) Die Überflutungstoleranz aktiver Larven war im Labor bei larvalüberdauernden Arten offenbar nicht größer als bei Imaginalüberdauernden. Die hier gefundene Toleranz von einigen Tagen bei aktiven Larven dürfte unter bodenlebenden Invertebraten weit verbreitet sein, um kurzzeitige Überflutung, z.B. nach Regenfällen, zu überdauern (vgl. z.B. HOBACK & STANLEY 2001).

(4) Dormanz vergrößert bei *P. klugii* die Überflutungstoleranz, offenbar sind aber weitere Faktoren beteiligt.

(5) Möglicherweise erlaubt der sukzessive Prozess des Flutens im Freiland als auch in Sediment im Labor den Larven, sich physiologisch auf den kommenden Zustand einzustellen. Dies ist ein viel versprechender Ansatzpunkt für weitergehende Untersuchungen.

(6) Bei larvalüberdauernden Arten muss angenommen werden, dass die Larven nicht nur überflutungsresistent sondern auch hochgradig resistent gegenüber hyp- oder anoxischen Bedingungen sind, da überflutete Böden schnell anoxische Bedingungen aufweisen (BAUMGÄRTL et al. 1994) und Sauerstoff im Flusswasser bei Hochwasser über dem Grund nicht mehr nachweisbar war (ADIS & MESSNER 1991). Erste experimentelle Daten deuten in der Tat auf eine außergewöhnliche Anoxie-Resistenz der Larven von *P. klugii* hin (ZERM & ADIS 2001d).

Überlebensstrategien (ZERM & ADIS 2000, 2001a, b, c)

Alle hier untersuchten Arten zeigten univoltine Lebenszyklen. Wie auch bei Arten aus Überschwemmungswäldern (ADIS et al. 1998; AMORIM et al. 1997a, 1997b; AMORIM 2001) sind diese eingepasst in das vom Flutpuls vorgegebene zeitliche Muster und nicht, wie bei anderen tropischen Arten, durch die Abfolge von Regen- und Trockenzeiten bestimmt (PALMER 1976, 1981; PAARMANN & STORK 1987; STORK & PAARMANN 1992; PAARMANN et al. 1998; vgl. auch ZERM et al. 2001).

Sandlaufkäfer der Offenhabitate Zentralamazoniens zeigen zwei sehr unterschiedliche Überlebensstrategien (vgl. Tab. 1). Die beiden tagaktiven Arten *P. cribrata* und *C. suturalis* sowie die als Käfer nachtaktiven Arten *T. spinosa* und *T. s. punctata* sind Imaginalüberdauerer, d.h. Migranten, die als Käfer an 'trockenen' (d.h. außerhalb des Wassers liegenden) Stellen überdauern. Bis auf letztere Art ist der Ort der Überdauerung noch unbekannt (s.o.). In das Schema der Überlebensstrategien (Abb. 2) würden diese Arten als 'Migranten' zwischen 'vertikal an Bäumen' und 'Ausflug zu Festlandwäldern' einzuordnen sein. Die als Käfer ebenfalls nachtaktiven *Phaeoxantha*-Arten hingegen erwiesen sich als Larvalüberdauerer, d.h. sie sind Nicht-Migranten, die in selbstgebauten Schutzgebilden (Larventunnel) im Boden überleben (vgl. Abb. 2).

Beide Strategietypen bedingen eine Vielzahl von Adaptationen der verschiedensten Art. Der auffälligste Unterschied zwischen den Typen sind die zugehörigen Lebenszyklen. Angesichts des generellen Lebenzyklusmusters bei Sandlaufkäfern, auch bei tropischen Festlandarten (s.o.), spricht die starke Verkürzung der Larvalphase auf 3-4 Monate und die lange Imaginalphase mit Gonadendormanz für eine Lebenszyklusadaptation. Hingegen entspricht der Lebenszyklus der nicht-migratorischen Larvalüberdauerer mit einer langen Larval- und einer meist kurzen Imaginalphase in etwa dem Muster, das von vielen Sandlaufkäferarten der Tropen bis zu den gemäßigten Breiten bekannt ist (s.o.).

Migratorische Arten der Offenhabitate vollziehen als Käfer einen vollständigen Habitatwechsel und kehren zum Ende der aquatischen Phase wieder zu den offenen Uferbereichen zurück (ethologische Adaptation). Da dies meist nicht auf terrestrischem Wegen geschehen kann, müssen die Käfer fliegen können. Alle sezierten Tiere dieser Arten besaßen voll ausgebildete Flugmuskeln (*P. cribrata* und *C. suturalis*: ZERM & ADIS unveröff., *Phaeoxantha* spp. und *Tetracha* spp.: ZERM & ADIS 2001a). Während der monatelangen aquatischen Phase durchlaufen die Käfer höchstwahrscheinlich eine Gonadendormanz (physiologische Adaptation), und zwar beide Geschlechter, anders als bei *Pentacomia egregia* aus Überschwemmungswäldern, bei der nur Weibchen die

gesamte aquatische Phase überdauern (AMORIM et al. 1997b; AMORIM 2001). Die Käfer der migratorischen Arten der Offenflächen sind auch sonst nicht besonders "standorttreu", sie halten sich eher "diffus" im Gebiet auf und treten v.a. zur Eiablagephase konzentriert an den Flussufern und Larvalhabitaten auf (*Tetracha*-Arten) oder sie "streunen" offenbar in größeren Gruppen im Gebiet umher, insbesondere an offenen Uferbereichen solange diese verfügbar sind (*C. suturalis*, *P. cribrata*). Die kurze Larvalphase erlaubt den Arten die Nutzung relativ tiefgelegener Bereiche, die häufiger als an höher gelegenen Stellen vegetationsarm oder vegetationslos sind.

Die auffälligste Adaptation der nicht-migratorischen Arten ist sicherlich die Überflutungsresistenz des dritten Larvenstadiums (physiologische Adaptation). Das Ausmaß der Resistenz von 3-4 Monaten bei 29 °C, einem Körpergewicht von 0,4-0,7 g (ZERM & ADIS unveröff.) und einer Körperlänge von 29-36 mm (ADIS et al. 1998) stellt in Amazonien und weltweit sicherlich eine große Ausnahme dar, und zwar insgesamt für terrestrische Arthropoden. Bisher bekannte nicht-migratorische Arten in Zentralamazonien sind mit Ausnahme einer Singzikadenlarve um Größenordnungen kleiner (vgl. Übersicht in ADIS 1992b, 1997). Diese Resistenz ist keine durchgehend vorhandene Eigenschaft, sondern wird offenbar erst durch eine physiologische Umstellung im Vorfeld der Überflutung erreicht. Was dabei genau geschieht und welches die auslösenden Faktoren sind, ist noch unbekannt. Da im Umfeld überfluteter Larven Sauerstoff für längere Zeiträume knapp sein oder gänzlich fehlen dürfte (s.o.), muss vermutet werden, dass die Überflutungsresistenz mit einer ausgeprägten Hyp- oder Anoxieresistenz einhergeht, was durch erste vorläufige Laborergebnisse bestätigt wurde.

Die Lebenserwartung der Käfer nicht-migratorischer Arten ist meist kurz. Die Gonadenreife muss schnell vonstatten gehen, damit die nächste Larvengeneration bis zum kommenden Hochwasser das LIII-Stadium erreicht. Weibchen müssen hochgelegene Stellen für die Eiablage aussuchen, damit die terrestrische Phase für die Larvalentwicklung ausreichend und die zu überdauernde aquatische Phase nicht zu lang ist (ethologische Anpassung). Larven der Art *P. a. bifasciata* besiedeln auch tiefer gelegene Stellen, was offenbar durch eine im Vergleich zu *P. klugii* und *P. lindemannae* kürzere Larvalentwicklung sowie eine ausgeprägte larvale Mobilität (ethologische Adaptation) kompensiert wird. Da mit der nicht-migratorischen Lebensweise kein obligatorischer Habitatwechsel verbunden ist, spielt Flugfähigkeit für die Überlebensstrategie keine entscheidende Rolle. Entsprechend fanden sich bei den nicht-migratorischen Arten viele Käfer, die keinerlei Flugmuskeln ausgebildet hatten. Das Ausmaß der damit verbundenen Flugunfähigkeit lag je nach Art bei 40-100 %. Arten mit stabileren Larvalhabitaten (stabil im Sinne von über die Jahre am gleicher Stelle verfügbar) zeigten geringere Flugmuskelhäufigkeiten. Die Käfer dieser Arten verbleiben, abgesehen von emigrierenden Individuen, entweder im Bereich oder in der unmittelbaren Nähe der Larvalhabitate (*P. aequinoctialis ssp.*) oder ein Teil der Population hält sich in einigem Abstand zum Larvalhabitat an der Wasserkante auf (*P. klugii* und *P. lindemannae*).

Der beschriebene migratorische Strategietyp entspricht der Überlebensstrategie der drei Sandlaufkäferarten der Überschwemmungswälder und der meisten anderen bisher bekannten bodenlebenden Carabidenarten zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete (IRMLER 1979; ADIS 1982; ADIS et al. 1986, 1990, 1998; AMORIM et al. 1997a, 1997b; AMORIM 2001). Das typische Lebenszyklusmuster von Carabiden ist eine relativ kurze Larval- und eine lange Imaginalphase, besonders bei tropischen Arten (z.B. CROWSON 1981; PAARMANN & STORK 1987; BOER & BOER-DAANJE

1990; BOER & DIJK 1996; STORK & PAARMANN 1992; PAARMANN et al. 2001), wogegen für Sandlaufkäfer ein gegenteiliges Muster typisch ist (WILLIS 1967; PEARSON 1988; PEARSON & VOGLER 2001, u.a.). Vor diesem Hintergrund würde man bei Carabiden (ohne Cicindelinae) in zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten grundsätzlich migratorische Überlebensstrategien erwarten, da sie keine größere Abänderung des Lebenszyklusmusters erfordern. Bei Sandlaufkäfern jedoch würde der Lebenszyklus der nicht-migratorischer Arten am ehesten dem für diese Gruppe typischen Muster entsprechen. Möglicherweise ist aber die Dauer der aquatischen Phase zu lang, so dass nur wenige Arten diesen Typ von Überlebensstrategie entwickeln konnten. Stattdessen zeigen die meisten Arten einen migratorischen Strategietyp, der eine erhebliche, vermutlich mehrfach unabhängig erfolgte Abänderung des Lebenzyklusmusters bedingt. Weitere Forschung zu Lebenszyklen verwandter Arten als auch zu den näheren Verwandschaftverhältnissen könnte die Frage klären, unter welchen Umständen und aus welchen Vorläuferformen die hier beschriebenen Überlebensstrategien entstanden sind.

Schlussbetrachtung und Ausblick

In der vorliegenden Arbeit konnten viele neue Erkenntnisse zur Lebensweise von uferbewohnenden Sandlaufkäfern Zentralamazoniens gewonnen werden. Zunächst wurde die Identität der Larven der fünf noch fehlenden Arten/Unterarten geklärt. Es wurden die Lebenszyklen einiger Arten im Detail, anderer im groben Umriss beschrieben. Des weiteren gelang es weitgehend, die Gesamthabitate der Arten (sowohl der Larven als auch der Imagines), zu dokumentieren. Erste experimentelle Ansätze gaben Auskunft über die der großen Überschwemmungsresistenz larvalüberdauernder Arten zu Grunde liegenden Mechanismen.

Die bemerkenswertesten Ergebnisse sind sicherlich die Existenz zweier diametral verschiedener Lebenszyklen innerhalb der Unterfamilie Sandlaufkäfer und die im weltweiten Vergleich extreme Überflutungsresistenz der Larven larvalüberdauernder Arten. Unerwartet war auch das Ausmaß der Flugunfähigkeit bei ebendiesen Arten. Überrascht hat ebenso das Ausmaß, in dem Larven und Käfer intra- und interspezifisch getrennt sind.

Mit der vorliegenden Arbeit werden die Kenntnisse zu tropischen Sandlaufkäfern erheblich erweitert. Vergleichbare Untersuchungen aus den Tropen liegen nur zu Gilden des Festlandes und der Überschwemmungswälder im Raum Manaus vor (vgl. ZERM et al. 2001). Zentralamazonien dürfte hiermit die bestuntersuchte regionale Sandlaufkäferfauna der Tropen beherbergen.

Naturgemäß stehen am Ende jeder Untersuchung mehr offene als beantwortete Fragen. Die hier vorgelegte Arbeit könnte in besonderer Weise die Grundlage weiterführender Forschung sein, denn die Bedingungen hierfür sind gut: (a) die Larven sämtlicher Arten sind jetzt bekannt und durch den Bestimmungsschlüssel ansprechbar; (b) die Tiere sind jetzt gezielt zugänglich, da weitgehend bekannt ist, in welchem Habitat und wann im Jahreslauf Larven und Käfer der Arten zu erwarten bzw. anzutreffen sind; (c) die meisten Arten können unter den beschriebenen Haltungsbedingungen im Labor gehältert und gezüchtet werden; (d) es existieren erste experimentelle Ergebnisse zu den physiologischen Grundlagen der Überschwemmungsresistenz, aus denen sich aussichtsreiche Forschungsansätze ableiten lassen.

Von Interesse wären folgende Fragen:

- Welches sind die physiologischen Mechanismen, die der hohen Überschwem-

mungsresistenz von Larven larvalüberdauernder Arten zu Grunde liegen? Warum sind diese Mechanismen offenbar auf wenige Arten beschränkt?

- Durch welche Faktoren sind die Arten limitiert (Nahrung, Larvalhabitate, Dauer der terrestrischen und/oder aquatischen Phase (= Variation des Flutpulses), Bodenfeuchte am Larvalhabitat, Räuber bzw. Parasiten, Ausbreitungs- bzw. Besiedlungspotential u.a.)?

- Was ergeben quantitative Untersuchungen zur Fitness-Erhöhung durch die hier dokumentierten Adaptationen?

- Welche Faktoren und Mechanismen liegen der Habitatspezifität zu Grunde? Was hindert Festlandarten Überschwemmungsgebiete zu besiedeln und umgekehrt?

Im Oberlauf des Amazonas ist das Flutgeschehen weniger großflächig ausgeprägt und zudem größeren zeitlich-räumlichen Schwankungen als in Zentralamazonien unterworfen (d.h. es ist weniger vorhersagbar). Zudem sind die jahreszeitlichen klimatischen Unterschiede größer. Auf Grund höherer Sedimentdynamik und anderer Faktoren ist die zeitliche Stabilität der Lebensräume in Überschwemmungsgebieten geringer.

- Welche der hier untersuchten Arten können unter diesen Bedingungen das Überschwemmungsgebiet besiedeln?

- Wie stellen sich Lebenszyklen und damit zusammenhängende Merkmale wie z.B. Gonaden- und Larvaldormanz unter diesen hydrologischen Bedingungen dar?

- Wie groß ist das Ausmaß der Habitatspezifität und welches sind die relevanten Faktoren unter diesen Bedingungen?

- In welchem Ausmaß stehen Populationen entlang des Amazonas in genetischem Austausch? Stellt der Fluss einen genetischen Korridor dar?

- Wie groß ist der genetische Austausch zwischen verschiedenen Populationen von Arten, die an unterschiedliche Bedingungen angepasst sind (z.B. Überschwemmungsgebiete vs. Festlandgebiete oder Oberlauf vs. Mittellauf)? Wie groß sind die Unterschiede in genetischer Hinsicht?

- Gibt es am Oberlauf generell mehr Arten in Überschwemmungsgebieten?

Analoge Fragen stellen sich ebenso im Vergleich zu anderen neotropischen Überschwemmungsgebieten (z.B. Orinoco-Gebiet, Venezuela, Pantanal, Brasilien).

Vergleichende Untersuchungen an verwandten Arten einschließlich solcher aus Festlandhabitaten sowie die Aufklärung genetischer Verwandschaftverhältnisse besonders für das Genus *Megacephala s.l.* (*Tetracha*, *Phaeoxantha* u.a.) dürften in mehrerer Hinsicht interessant sein.

- Wo hat die Sandlaufkäferfauna zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete ihren Ursprung?

- Welches sind die Ausgangszustände der Merkmale Lebenszyklus, Habitatpräferenz, Saisonalität u.a.?

- Welche Arten und welche Lebensweisen sind ursprünglich, welche sind abgeleitet?

- Wie und wo lebten die Vorläuferformen? Welche ökologischen Bedingungen führten zu den heute zu beobachtenden Anpassungen?

Generell bleibt abzuklären, wie Sandlaufkäfer in anderen tropischen Überschwemmungsgebieten leben. Zeigen sie vergleichbare Anpassungen? Zeigen Arten in Überschwemmungsgebieten der subtropischen und gemäßigten Breiten spezifische Anpassungen an das Flutgeschehen? Was könnte etwaige Unterschiede erklären?

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen einer Kooperation zwischen der Arbeitsgruppe Tropenökologie

des Max-Planck-Institutes für Limnologie (MPIL) in Plön und dem Nationalen Institut für Amazonasforschung (INPA) in Manaus/Brasilien ('Projeto INPA-Max Planck') durchgeführt. Vom Deutschen Akademischen Auslandsdienst (DAAD) erhielt ich ein Stipendium während des größten Teils des Aufenthaltes in Brasilien. Anschließend erhielt ich ein Stipendium der Max-Planck-Gesellschaft. Logistische Unterstützung in Brasilien wurde mir zuteil von Seiten des Projektes 'Influence of the Flood Pulse on the Ecological Dynamics in Flood Plains', das im Rahmen der 'Directed research Projects' durch das 'Pilot Program for the Protection of the Brazilian Rain Forest (PPG-7)' finanziert wurde.

Ein herzlicher Dank geht an meinen Doktorvater, Prof. Dr. Joachim Adis, für die Anregung des Themas und die wissenschaftliche Betreuung der Arbeit, besonders aber auch für seinen unermüdlichen organisatorischen und logistischen Einsatz. Ferner danke ich Prof. Dr. Wolfgang Junk, dem Leiter der AG Tropenökologie am MPIL sowie Dr. Maria Teresa F. Piedade und Dr. Gercilia Mota Soares, den Leiterinnen des 'Projeto INPA-Max Planck' am INPA, für die Ermöglichung der Untersuchung. Für Hilfe in Feld und Labor bedanke ich mich bei Sabine Müller-Jentsch, Karsten Holzkamp, Ludger Scheuermann, Karoline Kropatschek, Hauke Schauermann, Prof. Dr. Wilfried Paarmann, Eliamara Torres und Heidrun Höfer. Jürgen Wiesner bestimmte freundlicherweise die Identität der untersuchten Arten.

Literatur

ADIS, J. (1982): Zur Besiedlung zentralamazonischer Überschwemmungswälder (Várzea- Gebiet) durch Carabiden (Coleoptera). - Arch. Hydrobiol. **95**(1-4): 3-15.

ADIS, J. (1984): 'Seasonal igapó'-forests of Central Amazonian black-water rivers and their terrestrial arthropod fauna. - In: SIOLI, H. (Hrsg.): The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin: 245-268. Junk, Dordrecht.

ADIS, J. (1992a): How to survive six months in flooded soil: Strategies in Chilopoda and Symphyla from Central Amazonian floodplains. - Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **27**(2-3): 117-130.

ADIS, J. (1992b): Überlebensstrategien terrestrischer Invertebraten in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens. - Verh. naturwiss. Ver. Hambg. (NF) **33**: 21-114.

ADIS, J. (1997): Terrestrial invertebrates: Survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 299-317. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

ADIS, J. (2000): Überlebensstrategien von terrestrischen Invertebraten in Überschwemmungswäldern am Amazonas. - Verh. Westd. Entom. Tag **1998**: 99-106.

ADIS, J. (2001): Arthropods (terrestrial), Amazonian. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **1**: 249-260. Academic Press, San Diego.

ADIS, J. & W.J. JUNK (2002): Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. - In: TOCKNER, K., WARD, J.V., EDWARDS, P.J., & J. KOLLMANN (Hrsg.): Riverine landscapes. Freshwater Biology **47**: 711-731.

ADIS, J. & V. MAHNERT (1990): On the species composition of Pseudoscorpiones from Amazonian dryland and inundation forests in Brazil. - Revue Suisse Zool. **97**(1): 49-53.

ADIS, J. & B. MESSNER (1991): Langzeit-Überflutungsresistenz als Überlebensstrategie bei terrestrischen Arthropoden. Beispiele aus zentralamazonischen Überschwemmungsgebieten. - Dtsch. entomol. Z. (NF) **38**(1-3): 211-223.

ADIS, J. & B. MESSNER (1997): Adaptations to life under water: tiger beetles and millipedes. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 319-330. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

ADIS, J., PAARMANN, W. & T.L. ERWIN (1986): On the natural history and ecology of small terrestrial Ground-beetles (Col.: Bembidiini: Tachyina: *Polyderis*) from an Amazonian black-water inundation forest. - In: DEN BOER, P.J. (Hrsg.): Carabid beetles: 413-427. Fischer, Stuttgart.

ADIS, J., PAARMANN, W. & H. HÖFER (1990): On phenology and life cycle of *Scarites* (Scaritini, Carabidae, Coleoptera) from central Amazonian floodplains. - In: STORK, N.E. (Hrsg.): The role of ground beetles in ecological and environmental studies: 269-275. Intercept, Andover.

ADIS, J., AMORIM, M.A., ERWIN, T.L. & T. BAUER (1997): On ecology, life history and survival strategies of a wing-dimorphic ground beetle (Col.: Carabidae: Odacanthini: *Colliuris*) inhabiting Central Amazonian inundation forests. - Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **32**(3): 174-192.

ADIS, J., MESSNER, B., HIRSCHEL, K., RIBEIRO, M.O. DE A. & W. PAARMANN (1993): Zum Tauchvermögen eines Sandlaufkäfers (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) im Überschwemmungsgebiet des Amazonas bei Manaus, Brasilien. - Verh. Westd. Entom. Tag **1992**: 51-62.

ADIS, J., PAARMANN, W., AMORIM, M.A., ARNDT, E. & C.R.V. DA FONSECA (1998): On occurrence, habitat specificity and natural history of adult tiger beetles (Colepotera: Carabidae: Cicindelinae) near Manaus, Central Amazonia, and key to the larvae of tiger beetle Genera. - Acta Amazonica **28**(3): 247-272.

AMARAL, I.L. DE, ADIS, J. & G.T. PRANCE (1997): On the vegetation of a seasonal mixedwater inundation forest near Manaus, Brazilian Amazonia. - Amazoniana **14**(3/4): 335-347.

AMORIM, M.A. (2001): Biologia de duas espécies de cicindelídeos (Carabidae: Cicindelinae) de uma floresta ide várzea na Amazônia Central. - Ph.D.-thesis, INPA/Universidade do Amazonas (UA), Manaus.

AMORIM, M.A., ADIS, J. & W. PAARMANN (1997a): Life cycle adaptations of a diurnal tiger beetle (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) to conditions on Central Amazonian floodplains. - In: ULRICH, H. (Hrsg.): Tropical biodiversity and systematics: 233-239. Proc. Int. Symp. Biodiversity and Systematics in Tropical Systems, Bonn 1994. Zoologisches Forschungsinstitut Museum Alexander König, Bonn.

AMORIM, M.A., ADIS, J. & W. PAARMANN (1997b): Ecology and adaptations of the tiger beetle *Pentacomia egregia* (Chaudoir) (Cicindelinae: Carabidae) to Central Amazonian floodplains. - Ecotropica **3**(2): 71-82.

ARNDT, E. (1993): Phylogenetische Untersuchungen larval-morphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera). - Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A **488**: 1-56.

ARNDT, E., PAARMANN, W. & J. ADIS (1996): Description and key of larval Cicindelidae from Brazil (Coleoptera, Caraboidea). - Acta Zool. Bohem. **60**: 293-315.

ARNDT, E. & A.V. PUTCHKOV (1997): Phylogenetic investigation of Cicindelidae (Insecta: Coleoptera) using larval morphological characters. - Zool. Anz. **235**(3-4): 231-241.

ARNDT, E., ZERM, M., & J. ADIS (2002): Key to the larval tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) of Central Amazonian floodplains (Brazil). - Amazoniana **17**(1/2): 1-14.

BALL, G. (1979): Conspectus of carabid classification: history, holomorphology, and higher taxa. - In: ERWIN, T.L., BALL, G. & D.R. WHITEHEAD (Hrsg.): Carabid beetles: Their evolution, natural history and classification: 63-111. Junk, Boston.

BARBAULT, R. & S. SASTRAPADJA (1995): Generation, maintenance and loss of biodiversity. - In: HEYWOOD, V.H. & R.T. WATSON (Hrsg.): Global Biodiversity Assessment: 193-274. University Press Cambridge, Published for the United Nations Environmental Programme, Cambridge.

BAUMGÄRTL, H., KRITZLER, K., ZIMELKA, W. & D. ZINKLER (1994): Local PO_2 measurements in the environment of submerged soil microathropods. - Acta Oecologica **15**(6): 781-789.

BLACKBURN, T.M. & K.J. GASTON (1996): A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. - Biodiversity Letters **3**(2): 44-53.

CARROLL, S.S. & D.L. PEARSON (1998): Spatial modeling of butterfly species richness using tiger beetles (Cicindelidae) as a bioindicator taxon. - Ecological Applications **8**(2): 531-543.

CASSOLA, F. & D.L. PEARSON (2000): Global patterns of tiger beetle species richness (Coleoptera: Cicindelidae): their use in conservation planning. - Biological Conservation **95**(2): 197-208.

CASSOLA, F. & D.L. PEARSON (2001): Neotropical tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): checklist and biogeography. - Biota Colombiana **2**(1): 3-24.

CHESSON, P.L. (1986): Environmental variation and the coexistence of species. - In: DIAMOND, J., & T.J. CASE (Hrsg.): Community Ecology: 240-256. Harper & Row, New York.

CHESSON, P.L. & T.J. Case (1986): Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. - In: DIAMOND, J. & T.J. CASE (Hrsg.): Community Ecology: 229-239. Harper & Row, New York.

CROWSON, R.A. (1981): The biology of the Coleoptera. - Academic Press, London.

DEN BOER, P.J. & W. DEN BOER-DAANJE (1990): On life history tactics in carabid beetles: are there only spring and autumn breeders? - In: STORK, N.E. (Hrsg.): The role of ground beetles in ecological and environmental studies: 247-258. Intercept, Andover.

DEN BOER, P.J. & T.S. VAN DIJK (1996): Life-history patterns among carabid species. - Tijdschrift voor Entomologie **139**: 1-16.

FAASCH, H. (1968): Beobachtungen zur Biologie und zum Verhalten von *Cicindela hybrida* L. und *Cicindela campestris* L. und experimentelle Analyse ihres Beutefangverhaltens. - Zool. Jb. (Syst.) **95**: 477-522.

FISHER, D.C. (1985): Evolutionary morphology: beyond the analogous, the anecdotal, and the ad-hoc. - Paleobiology **11**(1): 120-138.

FRANKLIN, E., ADIS, J. & S. WOAS (1997): The oribatid mites. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 331-359. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

FRANKLIN, E., GUIMARÃES, R.L., ADIS, J. & O.R. SCHUBART (2001): Resistência à submersão de ácaros (Acari: Oribatida) terrestres de florestas inundáveis e de terra firme na Amazônia central em condições experimentais de laboratório. - Acta Amazonica **31**(2): 285-298.

FURCH, K. (1984): Water chemistry of the Amazon basin: The distribution of chemical elements among freshwaters. - In: SIOLI, H. (Hrsg.): The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin: 169-199. Junk, Dordrecht.

FURCH, K. (1997): Chemistry of várzea and igapó soils and nutrient inventory of their floodplain forests. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 47-67. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

FURCH, K. & W.J. JUNK (1997): Physicochemical conditions in the floodplains. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 69-108. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

GANESHAIAH, K.N. & V.V. BELAVADI (1986): Habitat segregation in four species of adult tiger beetles (Coleoptera, Cicindelidae). - Ecol. Entomol. **11**(2): 147-154.

GAUER, U. (1997a): Collembola in Central Amazon inundation forests - strategies for surviving floods. - Pedobiologia **41**(1-3): 69-73.

GAUER, U. (1997b): The Collembola. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 351-359. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

GESSNER, F. (1961): Der Sauerstoffhaushalt des Amazonas. - Int. Revue ges. Hydrobiol. **46**(4): 542-561.

HAMILTON, J. (1885): Hibernation of Coleoptera. - Can. Entomol. **17**: 35-38.

HOBACK, W.W. & D.W. STANLEY (2001): Insects in hypoxia. - J. Insect Physiol. **47**(6): 533-542.

HOBACK, W.W., STANLEY, D.W., HIGLEY, L.G. & M.C. BARNHART (1998): Survival of immersion and anoxia by larval tiger beetles, *Cicindela togata*. - Am. Midl. Nat. **140**(1): 27-33.

HOBACK, W.W., PODRABSKY, J.E., HIGLEY, L.G., STANLEY, D.W. & S.C. HAND (2000): Anoxia tolerance of con-familial tiger beetle larvae is associated with differences in energy flow and anaerobiosis. - J. Comp. Physiol. B **170**(4): 307-314.

HÖFER, H. (1997): The spider communities. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon, ecology of a pulsing system: 373-383. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.

HOFFMAN, R.L., GOLOVATCH, S.I., ADIS, J. & J.W. DE MORAIS (2002): Diplopoda. - In: ADIS, J. (Hrsg.): Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification key to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species: 505-533. Pensoft Publ., Sofia-Moskau.

HOLT, R.D. (2001): Species coexistence. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of Biodiversity, Vol. **5**: 413-426. Academic Press, San Diego.

HORI, M. (1982): The biology and population dynamics of the tiger beetle, *Cicindela japonica* (THUNBERG). - Physiol. Ecol. Japan **19** :77-212.

HORN, W (1926): Carabidae: Cicindelinae. S. 1-345. - In: JUNK, W. & S. SCHENKLING (Hrsg): Coleopterum Catalogus. W. Junk, Berlin.
IRION, G., JUNK, W.J. & A.S.N. DE MELLO (1997): The large Central Amazonian river floodplains near Manaus: Geological, climatological, hydrological and geomorphological aspects. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 23-46. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
IRMLER, U. (1973): Population-dynamic and physiological adaptation of *Pentacomia egregia* Chaud. (Col. Cicindelidae) to the Amazonian inundation forest. - Amazoniana **4**(2): 219-227.
IRMLER, U. (1979): Abundance fluctuations and habitat changes of soil beetles in Central Amazonian inundation forests (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae). - Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **14**(1): 1-16.
JUNK, W.J. (1989): Flood tolerance and tree distribution in Central Amazonian floodplains. - In: HOLUN-NIELSEN, L.B., NIELSEN, I.C. & H. BALSLEV (Hrsg.): Tropical forests - botanical dynamics, speciation and diversity: 47-64. Academic Press, London.
JUNK, W.J. (1997a): General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 3-20. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
JUNK, W.J. (1997b): Structure and function of the large Central Amazonian river floodplain: synthesis and discussion. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 455-472. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
JUNK, W.J. (2000): Mechanisms for development and maintenance of biodiversity in neotropical floodplains. - In: GOPAL, B., JUNK, W.J. & J.A. DAVIS (Hrsg.): Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function & Conservation: 119-139. Backhuys Publ., Leiden.
JUNK, W.J. & H.-J. KRAMBECK (2000): Climate and hydrology. - In: JUNK, W.J., OHLY, J.J., PIEDADE, M.T.F. & M.G.M. SOARES (Hrsg.): The Central Amazon floodplain: actual use and options for a sustainable management: 95-108. Backhuys Publ., Leiden.
JUNK, W.J. & M.T.F. PIEDADE (1997): Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 147-185. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
JUNK, W.J., BAYLEY, P.B. & R.E. SPARKS (1989): The flood pulse concept in river-floodplain systems. - Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci. **106**: 110-127.
KNISLEY, C.B. & D.L. PEARSON (1981): The function of turret building behaviour in the larval tiger beetle, *Cicindela willistoni* (Coleoptera: Cicindelidae). - Ecol. Entomol. **6**(4): 401-410.
KNISLEY, C.B. & T.D. SCHULTZ (1997): The biology of tiger beetles and a guide to the species of the South Atlantic States. - Virginia Museum of Natural History, Martinsville.
LAWTON, J.H. & K.J. GASTON (2001): Indicator species. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **3**: 437-450. Academic Press, San Diego.
LINSENMAIR, K.E. (1990): Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. **83**: 245-261.
MADDISON, D.R., BAKER, M.D. & K.A. OBER (1999): Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). - Syst. Entomol. **24**(2): 103-138.
MANDL, K. (1964): Ergebnisse einer Forschungsreise in das Rio Negro (Amazonas) Gebiet in Brasilien. Beschreibung einer neuen *Megacephala* (*Phaeoxantha*)-Art. - Koleopt. Rundschau **42**: 15-17.
MESSNER, B. & J. ADIS (1988): Die Plastronstruktur der bisher einzigen submers lebenden Diplopodenart *Gonographis adisi* Hoffman 1985 (Pyrgodesmidae, Diplopoda). - Zool. Jahrb. (Anat.) **117**: 277-290.
MESSNER, B. & J. ADIS (1992): Die Plastronatmung bei aquatischen und flutresistenten terrestrischen Arthropoden (Acari, Diplopoda und Insecta). - Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent. **8**: 325-327.
MESSNER, B. & J. ADIS (1994): Funktionsmorphologische Untersuchungen an den Plastronstrukturen der Arthropoden. - Verh. Westd. Entom. Tag **1993**: 51-56.
MESSNER, B. & J. ADIS (2000): Morphologische Strukturen und vergleichende Biologie plastronatmender Arthropoden. - Drosera **2000**(1-2): 113-124.

MESSNER, B., ADIS, J. & E.F. RIBEIRO (1992): Eine vergleichende Untersuchung über Plastronstrukturen bei Milben. - Dtsch. ent. Z.N.F. **39**(1-3): 159-176.
MÜLLER, J.K. (1985): Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei Carabiden. - Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **23**(4): 299-314.
NIEMELÄ, J. (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? - Oikos **66**(2): 325-335.
PAARMANN, W. & N.E. STORK (1987): Seasonality of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the rain forest of North Sulawesi, Indonesia. - Ins. Sc. Applic. **6**(4-6): 483-488.
PAARMANN, W., IRMLER, U. & J. ADIS (1982): *Pentacomia egregia* Chaud. (Carabidae, Cicindelinae), an univoltine species in the Amazonian inundation forest. - Coleopts. Bull. **36**(2): 183-188
PAARMANN, W., ADIS, J., LÜDECKE, K., TOBASCHUS, N. & C.R.V. DA FONSECA (1998): Spatial and temporal distribution of a tiger beetle guild (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) along a 105 m long transect in the Reserva Florestal A. Ducke near Manaus (Central Amazonia). - Acta Amazonica **28**(2): 325-344.
PAARMANN, W., ADIS, J., STORK, N., GUTZMANN, B., STUMPE, P., STARITZ, B., BOLTE, H., KÜPPERS, S., HOLZKAMP, K., NIERS, C. & C.R.V. DA FONSECA (2001): The structure of ground beetle communities (Coleopter; Carabidae) at fig fruit falls (Moraceae) in a terra firme rain forest near Manaus (Brazil). - J. Trop. Ecol. **17**(4): 1-13.
PALMER, M. (1976): Natural history and behavior of *Pseudoxychila tarsalis* Bates. - Cicindela **8**(4): 61-92.
PALMER, M. (1981): Notes on the biology and behavior of *Odontocheila mexicana*. - Cicindela **13**(3-4): 29-36.
PEARSON, D.L. (1980): Patterns of limiting similarity in tropical forest tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). - Biotropica **12**(3): 195-204.
PEARSON, D.L. (1984): The tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) of the Tambopata Reserved Zone, Madre de Dios, Perú. - Rev. Per. Ent. **27**(1): 15-24.
PEARSON, D.L. (1988): Biology of tiger beetles. - Ann. Rev. Entomol. **33**: 123-147.
PEARSON, D.L. (1992): Tiger beetles as indicators for biodiversity patterns in Amazonia. - Res. & Explor. **8**(1): 116-117.
PEARSON, D.L. (1999): Natural history of selected genera of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) of the world. - Cicindela **31**(3-4): 53-71.
PEARSON, D.L. & F. CASSOLA (1992): World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. - Conservation Biology **6**(3): 376-391.
PEARSON, D.L. & R.L. HUBER (1995): The tiger beetles of Pakitza, Madre de Dios, Peru: identification, natural history and a comparison to the Peruvian fauna (Coleoptera: Cicindelidae). - Cicindela **27**(1-2): 1-28.
PEARSON, D.L. & A. VOGLER (2001): Tiger beetles: the evolution, ecology, and diversity of the cicindelids. - Cornell University Press, Ithaca.
PEARSON, D.L., BUESTAN, J. & R. NAVARRETE (1999a): The tiger beetles of Ecuador: their identification, distribution and natural history (Coleoptera: Cicindelidae). - Contrib. Ent. Internat. **3**(2): 189-315.
PEARSON, D.L., GUERRA, J.F. & D.W. BRZOSKA (1999b): The tiger beetles of Bolivia: their identification, distribution and natural history (Coleoptera: Cicindelidae). - Contrib. Ent. Internat. **3**(4): 383-523.
PETERMANN, P. (1998): Biogeographie einer Insel-Avifauna in der Várzea des mittleren Amazonas, am Beispiel der Ilha de Marchantaria. - Dissertation, Universität Saarbrücken.
PETRAITIS, P.S., LATHAM, R.E. & R.A. NISENBAUM (1989): The maintenance of species diversity by disturbance. - Quar. Rev. Biol. **64**(4): 393-418.
PETREN, K. (2001): Habitat and niche, concept of. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **3**: 303-315. Academic Press, San Diego.

PRANCE, G.T. (1979): Notes on the vegetation of Amazonia III. The terminology of amazonian forest types subject to inundation. - Brittonia **31**(1): 26-38.
PRANCE, G.T. (2001): Amazon ecosystems. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **1**: 145-157. Academic Press, San Diego.
PUTCHKOV, A.V. (1994): State-of-the-art and world perspectives of studies on tiger beetle larvae (Coleoptera: Cicindelidae). - In: DESENDER, K., DUFRÊNE, M., LOREAU, M., LUFF, M. & J.-P. MAELFAIT (Hrsg.): Carabid beetles: Ecology and evolution: 51-54. Kluwer Academic Publ., Dordrecht.
PUTCHKOV, A.V. & E. ARNDT (1994): Preliminary list and key of known tiger beetle larvae (Coleoptera: Cicindelidae) of the world. - Mitt. Schweiz. Ent. Ges. **67**(3-4): 411-420.
PUTCHKOV, A.V. & E. ARNDT (1997): Larval morphology of genus *Megacephala* LATREILLE, 1802 (Coleoptera: Cicindelidae). - Beitr. Ent. **47**(1): 55-62.
REEVE, H.K. & P.W. SHERMAN (1993): Adaptation and the goals of evolutionary research. - Quar. Rev. Biol. **68**(1): 1-32.
REICHARDT, H. (1977): A sysnopsis of the genera of neotropical Carabidae. - Quaest. Entomol. **13**(4): 346-493.
RIBEIRO, M. DE N.G. & J. ADIS (1984): Local rainfall variability - a potential bias for bioecological studies in the Central Amazon. - Acta Amazonica **14**(1-2): 159-174.
RIBEIRO, M.O. DE A., FONSECA, C.R.V. DA & E.H. FORONDA (1996): Bionomia de *Megacephala sobrina punctata* LAPORTE 1835 e inventário das espécies do gênero *Megacephala* LATREILLE (Coleoptera: Cicindelidae) em áreas alagáveis na Amazônia central. - Rev. UA. Série: Ciencias Biológicas **1**(1): 31-54.
RODRÍGUEZ, J.P., JOLY, L.J. & D.L. PEARSON (1994): Los escarabajos tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Venezuela: su identificación, distribución e historia natural. - Bol. Entomol. Ven. N.S. **9**(1): 55-120.
RODRÍGUEZ, J.P., PEARSON, D.L., & R. BARRERA (1998): A test for the adequacy of bioindicator taxa - are tiger beetles (Coleoptera,Cicindelidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forests in Venezuela. - Biological Conservation **83**(1): 69-76.
ROOT, R.B. (2001): Guilds. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **3**: 295-302. Academic Press, San Diego.
ROSE, M.R. (2001): Adaptation. - In: LEVIN, S.A. (Hrsg.): Encyclopedia of biodiversity, Vol. **1**: 17-23. Academic Press, San Diego.
SCHAEFER, M. (1992): Ökologie, Wörterbücher der Biologie. - 3 Aufl. Fischer, Jena.
SHELFORD, V.E. (1908): Life-histories and larval habits of the tiger beetles (Cicindelidae). - Zool. J. Linn. Soc. **30**: 157-184.
SIMON-REISING, E.M., HEIDT, E. & H. PLACHTER (1996): Life cycle and population structure of the tiger beetle *Cicindela hybrida* L. (Coleoptera: Cicindelidae). - Dtsch. entomol. Z. **43**(2): 251-264.
SIOLI, H. (1984): The Amazon and its main affluents: Hydrography, morphology of the river courses, and river types. - In: SIOLI, H. (Hrsg.): The Amazon. Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin: 127-165. Junk, Dordrecht.
SOUTHWOOD, T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. - Oikos **52**(1): 3-18.
STORK, N.E. & W. PAARMANN (1992): Reproductive seasonality of the ground and tiger beetle (Coleoptera: Carabidae, Cicindelidae) fauna in North Sulawesi (Indonesia). - Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **27**(2-3): 101-115.
TOKESHI, M. (1999): Species coexistence, ecological and evolutionary perspectives. - Blackwell Science, Oxford.
VOGLER, A.P. & D.L. PEARSON (1996): A molecular phylogeny of the tiger beetles (Cicindelidae): congruence of mitochondrial and nuclear rDNA data sets. - Mol. Phyl. Evol. **6**(3): 321-338.

WEIGMANN, G. & D. WOHLGEMUTH-VON REICHE (1999): Vergleichende Betrachtungen zu den Überlebensstrategien von Bodentieren im Überflutungsbereich von Tieflandauen. - In: DOHLE, W., BORNKAMM, R. & G. WEIGMANN (Hrsg.): Das Untere Odertal, Auswirkungen der periodischen Überschwemmungen auf Biozönosen und Arten: 229-240. Limnologie aktuell 9, E. Schweizerbart, Stuttgart.
WIESNER, J. (1992): Verzeichnis der Sandlaufkäfer der Welt. Checklist of the tiger beetles of the world. 27. Beitrag zur Kenntnis der Cicindelidae. - Verlag Erna Bauer, Keltern.
WILLE, A. & C.D. MICHENER (1962): Inactividad estacional de *Megacephala sobrina* DEJEAN (Coleoptera: Cicindelidae). - Rev. Biol. Trop. **10**(2): 161-165.
WILLIS, H.L. (1967): Bionomics and zoogeography of the tiger beetles of saline habitats in the central United States (Coleoptera: Cicindelidae). - Univ. Kans. Sci. Bull. **47**: 145-313.
WILSON, D.A. (1974): Survival of cicindelid larvae after flooding. - Cicindela **6**(4): 79-82.
WORBES, M. (1997): The forest ecosystem of the floodplains. - In: JUNK, W.J. (Hrsg.): The Central Amazon floodplain, ecology of a pulsing system: 223-265. Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
ZERM, M. & J. ADIS (2000): On the life cycles of *Phaeoxantha* species (Coleoptera: Cicindelidae) from Central Amazonian floodplains (Brazil). - Ecotropica **6**(2): 141-155.
ZERM, M. & J. ADIS (2001a): Flight ability in nocturnal tiger beetles (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae) from Central Amazonian floodplains (Brazil). - Coleopt. Bull. **55**: in press.
ZERM, M. & J. ADIS (2001b): Further observations on the natural history and survival strategies of riverine tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from open habitats in Central Amazonian floodplains (Brazil). - Ecotropica: **7**(1): 115-138.
ZERM, M. & J. ADIS (2001c): Spatio-temporal distribution of larval and adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from open areas in Central Amazonian floodplains (Brazil). - Stud. Neotrop. Fauna & Environm. **36**(3): 185-198.
ZERM, M. & J. ADIS (2001d): Survival strategies in riverine tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from Central Amazonia (Brazil). - Zoology **104** Suppl. IV: 23.
ZERM, M., ADIS, J., PAARMANN, W., AMORIM, M.A. & C.R.V. DA FONSECA (2001): On habitat specificity, life cycles, and guild structure in tiger beetles of Central Amazonia (Brazil) (Coleoptera: Cicindelidae). - Ent. Gen.: **25**(2): 141-154.
ZULKA, K.P. (1999): Terrestrische Arthropoden. - In UMWELTBUNDESAMT (Hrsg.): Fließende Grenzen. Lebensraum March-Thaya-Auen: 259-271. Umweltbundesamt, Wien.

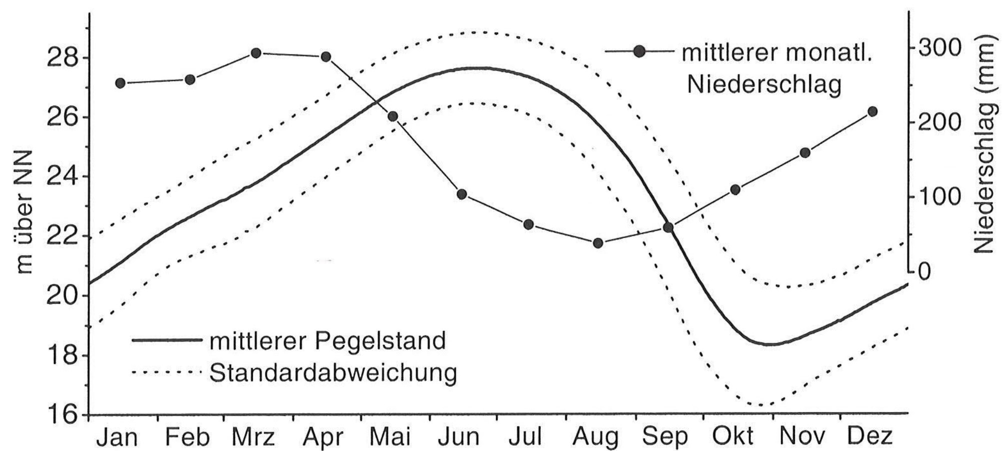


Abb. 1:
Langjährige Mittel- und Standardabweichung der Pegelstände des Rio Negro am Hafen von Manaus (1903-1999) und mittlere monatliche Niederschläge in Manaus. Aufgrund des geringen Gefälles der Flüsse entsprechen die Pegelständen denen des Amazonas bei Manaus. Quelle: Pegeldaten von der Hafenaufsicht Manaus, z.T. bearbeitet von H.-J. KRAMBECK (MPIL Plön), Niederschlagsdaten aus RIBEIRO & ADIS (1984).

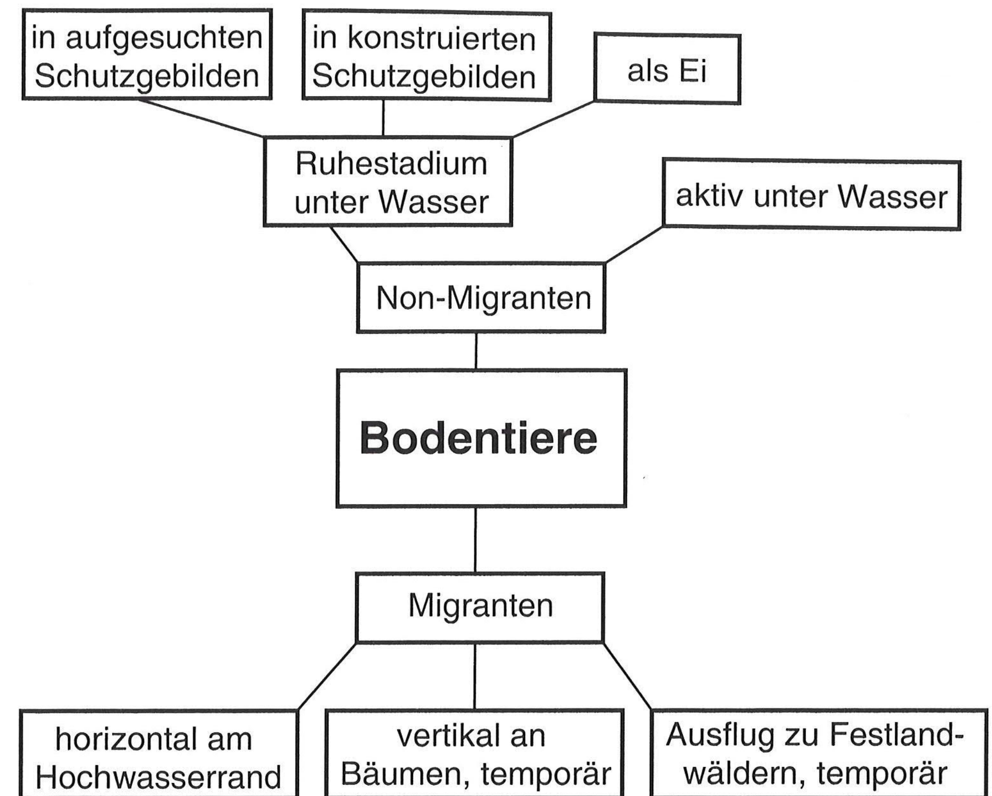


Abb. 2:
Überlebensstrategien von Bodentieren zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete (nach ADIS 1992b, 2000; verändert).

Table 1: Arten offener Habitate zentralamazonischer Überschwemmungsgebiete: Körperlänge, Vorkommen, Überlebensstrategie-Typ und überdauerndes Stadium. b = Schwarzwassergebiet, w = Weißwassergebiet, tf = Festland. I = Imago, L = Larve, M = Migrant, N = Nicht-Migrant.

Art	Körper-länge (mm)	Gebiet	Strategie-typ	über-dauerndes Stadium
Cylindera (Plectographa) suturalis (FABRICIUS, 1798)	8-10	w	M	I
Pentacomia (Mesacanthina) cribrata (BRULLÉ, 1837)	6,5-8	w	M	I
Phaeoxantha aequinoctialis aequinoctialis (DEJEAN, 1825)	18-21,5	w	N?	L?
Phaeoxantha aequinoctialis bifasciata (BRULLÉ, 1837)	16,5-20,5	b	N	L
Phaeoxcantha klugii CHAUDOIR, 1850	25-27,5	w	N	L
Phaeoxantha limata (PERTY, 1830)	9-11,5	b, tf	N?	L?
Phaeoxantha lindemannae (MANDL, 1964)	22-26,5	b	N	L
Tetracha sobrina (CASTELNAU, 1835)	15-18	w, b	M	I
Tetracha spinosa (BRULLÉ, 1837)	13,5-15,5	w	M	I